QK1
.B924
1982
Ser. 4
v. 4

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

ADANSONIA

Botanique Phytochimie

Tome 4 — 1982

PARIS
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 5e

MISSOURI BOTANICAL GARDEN LIBRARY


SHOUT
SHARE
IT

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **4**, 1982

Section B, ADANSONIA

SOMMAIRE

Brunel, J.-F. & Roux, J. — Phyllantheæ de Madagascar. III : Une nouvelle espèce du genre Meineckia Baillon.......... nos 1-2 : 79-84

Dickison, W. C. — Vegetative anatomy of Oncotheca macrocarpa, a newly described species of Oncothecaceæ.......... nos 3-4 : 177-181

Hansen, C. — A revision of Blastus Lour. (Melastomataceæ).......... nos 1-2 : 43-77

Jacques-Félix, H. — Les monocotylédones n'ont pas de cotylédon.......... nos 1-2 : 3-40

Jacques-Félix, H., Letouzey, R. & Satabié, B. — Note sur le stipe hypogé du Raphia regalis Becc. (Arecaceæ-Lepidocarynæ).......... nos 3-4 : 161-176

Jeune, B. — Morphogenèse des feuilles et stipules de Castanea sativa Miller.. nos 1-2 : 85-101

Lebrun, J.-P. & Meikle, R. D. — Un Commicarpus (Nyctaginaceæ) nouveau du Tchad méridional.......... nos 1-2 : 41-42

Schneller, J. J. & Schmid, B. W. — Investigations on the intraspecific variability in Athyrium filix-femina (L.) Roth.......... nos 3-4 : 215-228

Schotsman, H. D. — Biologie florale des Callitriche : étude sur quelques espèces d'Espagne méridionale.......... nos 3-4 : 111-160

Tardieu-Blot, M.-L. — Espèce et combinaison nouvelles de Fougères des Mascareignes.... nos 1-2 : 103-105

Toutain, B. & Nyuiadzi, K. J. — Structure et écologie de quelques formations herbeuses non inondées de l'Ouest de la Haute-Volta.......... nos 3-4 : 199-214

Veyret, Y. — Apomixie et variation chez Epidendrum nocturnum Jacq. (Orchidaceæ)...... nos 3-4 : 183-192

Villiers, J.-F. — Une nouvelle espèce du genre Entada Adans. (Leguminosæ, Mimosoideæ) en Afrique occidentale.......... nos 3-4 : 193-197

Revue bibliographique.......... nos 3-4 : 229

Dates de diffusion de la section B, 4, 1982 :

1er et 2e trimestres : 21 octobre 1982
3e et 4e trimestres : 21 janvier 1983

ISSN 0181-0634

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
DEC 21 1982
GARDEN LIBRARY

SECTION B

ADANSONIA

botanique
phytochimie

ERIE T. 4 1982 N^os 1-2

Janvier-mars/Avril-juin 1982

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.

Comité de lecture : A. Aubréville, Paris ; J. Bosser, Paris ; E. Boureau, Paris ; F. Ehrendorfer, Vienne ; F. R. Fosberg, Washington ; F. Hallé, Montpellier ; J.-L. Hamel, Paris ; V. H. Heywood, Reading ; L. A. S. Johnson, Sydney ; S. Jovet, Paris ; C. Kalkman, Leiden ; A. Le Thomas, Paris ; R. Letouzey, Paris ; D. Molho, Paris ; R. E. G. Pichi-Sermolli, Perugia ; P. H. Raven, St Louis ; R. Schnell, Paris ; A. Takhtajan, Léningrad ; M. Van Campo, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les clés.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-parts seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1982

Abonnement général (Sections A, B, C) : 1 000 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 620 F.
Section B : Adansonia, botanique : 280 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 180 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **4**, 1982, section B, *ADANSONIA*, nos 1-2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

Jacques-Félix, H. — Les monocotylédones n'ont pas de cotylédon........... 3

Monocotyledons have no cotyledon.

Lebrun, J.-P. & Meikle, R. D. — Un Commicarpus (Nyctaginaceæ) nouveau du Tchad méridional.. 41

A new Commicarpus (Nyctaginaceæ) from meridional Chad.

Hansen, C. — A revision of Blastus Lour. (Melastomataceæ).................... 43

Révision du genre Blastus Lour. (Melastomataceæ).

Brunel, J.-F. & Roux, J. — Phyllantheæ de Madagascar. III : Une nouvelle espèce du genre Meineckia Baillon.. 79

Phyllantheæ of Madagascar. III : A new species of Meineckia Baillon.

Jeune, B. — Morphogénèse des feuilles et stipules de Castanea sativa Miller...... 85

Morphogenesis of leaves and stipules of Castanea sativa Miller.

Tardieu-Blot, M.-L. — Espèce et combinaison nouvelles de Fougères des Mascareignes.. 103

New species and combination of ferns from the Mascarenes Islands.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia,* nos 1-2 : 3-40.

Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon

H. Jacques-Félix

Résumé : L'auteur rejette les théories cotylédonaires concernant l'embryon des Monocotylédones. Il reprend et développe le concept, déjà énoncé par lui (1957), selon lequel l'embryon est un protocorme sans cotylédon.

L'embryon palingénétique (*Orchidaceæ*) est un protocorme non ramifié : son apex, non dégénéré, peut reprendre sa croissance après action d'une mycorhize sur l'étage radiculaire.

L'embryon cœnogénétique (cas général) est un protocorme terminé et ramifié : son apex, dégénéré par sa fonction de suçoir, doit initier un bourgeon axillaire. Cette ramification est attestée par la préfeuille. De plus, le proembryon étant identique à l'embryon palingénétique, l'étage terminal est également un axe et ne peut absolument pas être un cotylédon.

Tout protocorme est radiculé. Généralement la radicule est rudimentaire et suppléée par une racine adventive.

Summary : The author rejects the cotyledonary theories concerning the embryo of Monocotyledons. He takes up and develops the concept, already enounced by himself (1957), according which the embryo is a protocorm without cotyledon.

The palingenetic embryo (*Orchidaceæ*) is a non-ramified protocorm : its shoot apex, non degenerated can resume its growth, after mycorhizal action on the radicular tier.

The cœnogenetic embryo (general pattern) is a terminated and ramified protocorm : its shoot apex, degenerated by its sucker fonction, must initiate an axillary bud. This ramification is attested by the prophyll. Furthermore the proembryo being identical to palingenetic embryo, the terminal tier is also an axis and by no means cannot be a cotyledon.

Every protocorm is radiculate. The radicle is generally rudimentary and supplied by an adventitious root.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Plusieurs circonstances m'amènent à revoir cet aspect de l'embryologie des Monocotylédones, dont je m'étais occupé en 1957 et 1958. La conception que j'avais présentée alors, peut se résumer ainsi : l'embryon des Monocotylédones est un protocorme acotylé, terminé à ses deux extrémités, et relayé par un bourgeon axillaire. J'ai relevé quelques anomalies concernant la place prise par cette conception dans la discussion du problème. Lors d'un colloque sur la « naissance de la forme chez l'embryon », Juguet (1973), dans

un article précisément consacré à cette question chez les Monocotylédones, me passe sous silence, ce qui est son droit, mais il crédite (p. 350) Guignard & Mestre (1970) de cette idée que l'apex pourrait être avorté, comme l'est la radicule, et que le point végétatif serait alors un bourgeon adventif. Peu avant, sans que cela soit précisément motivé par le sujet d'une étude consacrée à un détail anatomique du coléoptile, Goursat & Guignard (1970) introduisaient cette remarque comme étant de leur initiative : « On pourrait également admettre cette autre hypothèse : comme pour l'extrémité radiculaire où la radicule, demeurée virtuelle est remplacée par une racine adventive, le pôle caulinaire ne se différencierait pas et la gemmule de l'embryon des graminées correspondrait, en fait, à un bourgeon adventif ». C'est l'argumentation que j'utilisais quatorze ans plus tôt [1]. Guignard & Mestre (1970) précisaient toutefois que leur conception différait un peu de la mienne, de ce fait que le « pôle caulinaire », tel qu'ils le supposent, et qui avorterait au profit d'un bourgeon adventif, serait strictement distinct de leur « cotylédon appendiculaire », qui persiste en tant que tel, et dont le problème reste entier. Mais, Guignard (1975*a*) suivi de Ly Thi Ba (1981), en citant les deux écoles qui s'opposent sur la position du « cotylédon », réussissent cette prouesse de ne pas faire allusion à ma conception du bourgeon axillaire, alors qu'ils se servent de l'idée du bourgeon adventif pour étayer leur théorie de deux types d'embryons chez les Monocotylédones. Mieux encore, Guignard (1975*a* : 198), dans un paragraphe sur lequel nous reviendrons (D. 5), finit même par écrire que « Le cotylédon de la plupart des Monocotylédones correspond ainsi à l'axe primitif avorté (cotylédon + hypocotyle)... », ce qui est exactement ma conception de 1957.

Ainsi s'ouvre un processus par lequel l'explication globale et cohérente que j'avais donnée de l'embryon graminéen serait occultée, tandis que les idées en seraient reprises sous une forme à peine déguisée. Ma version avait pourtant fait scandale, puisque Brown (1965) en disait qu'elle jetait le discrédit sur l'embryologie. Du moins cet auteur rapportait exactement les choses comme je les avais dites, et c'est très bien ainsi.

Ces oublis ne sont, peut-être, que de simples négligences, mais je me devais de les signaler, avant de reprendre, sans rien en retrancher, ma démonstration de 1957.

Historique. — Depuis bientôt deux siècles, les botanistes discutent sur l'embryon des Monocotylédones, alors que celui des Dicotylédones est sans problème. Il y a là un malaise évident, choquant même ; car s'il est normal que nos connaissances soient toujours révisibles, le cas présent indique que la question de l'embryon des Monocotylédones est mal posée.

En raison même du caractère conceptionnel du sujet, tous les commentateurs ont à confronter leur point de vue à celui de leurs devanciers, de sorte que la bibliographie est toujours bien suivie (Roth, 1955, par ex.). En ce qui concerne l'embryon graminéen, j'ai présenté, en 1958, un tableau des différentes opinions soutenues jusqu'à cette date. Peu après, Brown (1960) a également donné un synopsis plus complet, avec quatre vingt deux références. Puis, dans son travail fondamental sur l'embryogénie des Graminées, Guignard (1962) a fait un historique commenté du sujet. Ajoutons encore Mlada (1974), etc. Les travaux parus depuis, sur l'ensemble des Monocotylédones, sont très nombreux. Les uns,

1. Le fait que je figure à la bibliographie ne corrige rien ; car pourquoi citer un travail s'il n'a servi de référence ?

limités à l'embryogénie concrète de quelques espèces ou taxons plus importants ; les autres, plus généraux, intervenant dans la discussion.

Cependant, comme je n'ai pas l'intention de faire une mise au point du sujet, je ne citerai, à titre d'exemple, que quelques écrits utiles à ma démonstration, et ne fournirai que les références postérieures au travail de Guignard (1962), ou n'y figurant pas.

Ma contribution est un travail de réflexion. — Alors que tant d'excellents travaux laissent la solution dans l'impasse, c'est probablement parce qu'il s'agit tout simplement de « découvrir l'évidence ». Si je suis intervenu en 1957 dans cette question d'embryologie, c'est que je n'avais pu me satisfaire des explications classiques pour la rédaction d'un ouvrage général sur les Graminées (1962). Brown (1965) écrit que les nombreuses hypothèses déjà émises sur l'embryon graminéen ne découragent pas l'imagination des auteurs, tels Pachkov (1951), ou moi-même (1957). Je crois, au contraire, que c'est par un raisonnement sans complaisance que j'ai pu me dégager des idées préconçues, et donner de l'embryon graminéen une explication conforme aux lois du développement végétal.

C'est un problème d'organographie. — La mise en place du sujet me conduira à rappeler quelques connaissances élémentaires. Sauf citation, j'éviterai les expressions de « latéralité », de « terminalité », etc., qui, en s'appliquant tantôt au « cotylédon », tantôt au point végétatif, sont source de confusion, et n'ont aucune signification en soi. En raison d'une conception différente de l'embryon, il y a aussi quelques autres risques d'erreur que j'espère éviter dans le texte : le *point végétatif*, dit primaire, ou apical, par les auteurs, est, pour moi, celui du bourgeon axillaire. Le « cotylédon » et l' « hypocotyle » des auteurs, sont, pour moi, l'*axe primaire*, soit le protocorme. C'est-à-dire que le terme de cormus, étant pris dans son sens initial de tige, comme dans Cormophyte, le corps même de l'embryon est le *protocorme*. Bien que j'approuve les termes de plantule, ou de blastophyte, pour désigner l'embryon à maturité, le fait d'avoir à parler du jeune sporophyte aux différents moments de son ontogenèse, me conduira souvent à employer celui d'embryon. Enfin, malgré le titre-choc de cette note, je dirai que l'épiblaste des Graminées peut être homologué à un cotylédon.

Les conséquences. — Il n'est pas nécessaire d'insister sur l'importance que revêt une juste compréhension de l'embryon des Monocotylédones. Hormis le rétablissement des faits concernant les premières étapes de l'organogenèse, c'est toute notre conception des rapports entre cette classe d'Angiospermes et les autres Cormophytes qui s'en trouve modifiée.

I. LES ÉLÉMENTS DU PROBLÈME

A. ONTOGÉNIE : DE L'ŒUF À LA PLANTULE

1. Embryon et blastophyte

Il est convenu d'appliquer le terme d'embryon au jeune sporophyte, issu de la fécondation, tel qu'il se présente lors de la séparation de la plante-mère, et de réserver celui de

proembryon aux états antérieurs à son organisation. Cette définition a sa logique. Cependant, les embryons des graines à maturité présentent une telle diversité, certains ont acquis si nettement des caractères spécifiques qu'ils n'ont, souvent, plus rien d'embryonnaire, de sorte que des auteurs les qualifient justement de blastophytes, ou de plantules (PLANTEFOL, 1976). Cette distinction est d'autant plus indispensable à notre propos que, selon moi (1957), c'est bien à son premier stade que l'embryon est terminé. C'est évident pour celui des Orchidées, qui ne peut reprendre son activité qu'après contamination par un endophyte. Quant à celui des autres groupes, on peut dire que les différenciations ultérieures portent sur des corps distincts : l'un, primaire et terminé, qui est le protocorme radiculé ; les autres, subordonnés, qui sont le bourgeon axillaire et les (ou la) racines adventives.

Ces considérations nous conduisent à reconnaître, dès maintenant, deux types fondamentaux d'embryon, selon qu'ils poursuivent ou non leur différenciation séminale.

a) *Embryons palingénétiques* : Leur blastogenèse ne commence qu'avec la germination. Dépourvus des organes haustoriaux ou de réserve qui caractérisent les autres types, leur structure et leur évolution posent des problèmes différents de ceux qui nous occupent. Ils nous seront d'un grand secours pour notre démonstration, mais nous n'aurons à en parler que dans la deuxième partie (G).

b) *Embryons cœnogénétiques* [1] : Leur blastogenèse séminale aboutit à la formation de la plantule, dont la structure pose le problème du « cotylédon ».

2. Embryogénie

SOUÈGES est l'un de ceux qui ont le plus contribué à faire de l'embryogénie un corps de discipline autonome. Selon lui, les processus de divisions cellulaires, à partir du zygote, sont constants pour chacun des types embryonomiques qu'il a reconnus et classés. Ils peuvent être observés jusqu'à la formation des divers étages, organisateurs fondamentaux de la plantule.

Cependant, plusieurs auteurs ont contesté une telle régularité de l'embryogenèse. Pour YAKOVLEV (1950), cette idée de déterminisme histologique « ne fait qu'introduire une conception mécaniste incorrecte du sens même du processus embryogénique ». Plusieurs des élèves de SOUÈGES (LEBÈGUE, 1966 ; GUIGNARD, 1975*b*, etc.) ont eux-mêmes montré les mérites et les limites de la classification embryogénique, qu'ils ont simplifiée, ou dont ils ont modéré certaines règles trop absolues. Selon MESTRE (1967), on ne peut, au terme de l'embryogenèse, discerner rien de plus que trois étages fondamentaux ; ce qui veut dire que si les différents processus initiaux sont utiles pour une première typologie des embryons, ils ne changent rien quant à l'organogenèse, que l'on peut ainsi concevoir avec davantage de sérénité.

Bien que cette première phase se déroule de façon sensiblement identique chez les deux classes d'Angiospermes, elle n'est cependant pas sans intérêt pour nous. Selon JUGUET

1. Terme proposé par E. HAECKEL, utilisé par M. CAULLERY, au sens d'embryon développé en commun avec l'hôte parental (de κοινος = commun) ; confirmé par le « Trésor de la langue française ». A ne pas confondre avec organe cænogénétique (BROWN, 1960 : 223), au sens d'organe nouveau (de καινος = nouveau).

(1973), c'est dès ce moment que s'ébauche — plus souvent que cela n'est signalé par les auteurs — la symétrie faciale, propre à l'embryon des Monocotylédones.

3. **Organogénie comparée de l'embryon des Di- et Mono-cotylédones**

Étant admis que le proembryon résulte d'auto-partitions des blastomères, c'est l'apparition de méristèmes qui constitue le fait nouveau, annonciateur de l'organogenèse.

Chez les Dicotylédones, selon les descripteurs et d'une manière générale, deux régions méristématiques s'observent de part et d'autre du sommet du proembryon ; leur activité va conduire à la formation de deux cotylédons ayant, à leur aisselle, un méristème d'attente, ou un bourgeon différencié. Puis, le cône végétatif entre en activité et produit la gemmule.

Chez les Monocotylédones, toujours selon les descripteurs et d'une manière générale, une seule région méristématique se manifeste sur une face du proembryon, à un niveau variable, marqué d'une légère dépression. Par analogie avec les Dicotylédones, on pourrait s'attendre à ce que ce soit l'initium du cotylédon. Or, c'est celui du point végétatif. Quant au « cotylédon », il est déjà là ; c'est lui qui constitue le sommet de l'embryon ; le descripteur n'attendait, pour le délimiter, que l'apparition du point végétatif.

Pour plus de précision, suivons avec Longevialle (1973) le développement de l'embryon d'*Asparagus officinalis* L., sur une série obtenue par elle, grâce à sa minutieuse et élégante méthode d'extraction. Le proembryon forme déjà une masse globuleuse (légèrement dissymétrique) quand apparaît la dépression du point végétatif, en position nettement sous-équatoriale. Fidèle à l'enseignement reçu, l'auteur qualifie de « cotylédon » tout l'hémisphère distal, qui ne présente, avec le proximal, aucune autre discontinuité que celle de l'encoche indicatrice. Mais ce n'est pas sans réticence, car elle ajoute « que l'ensemble hypocotyle-cotylédon évoque un ensemble tige-feuille, peu différencié... », ce qui est conforme à la conception du « cotylédon terminal » défendue par divers auteurs. Citons, par ex., Hanstein (1870) : « Le cotylédon est une continuation de l'hypocotyle » ; Fleischer (1874) : « ... le cotylédon terminal naît de la partie supérieure entière de l'embryon... mais on ne pourra le qualifier ainsi qu'après apparition du point de croissance » ; Souèges (1931) : « ... c'est l'apparition de la dépression latérale qui détermine la différenciation simultanée du bourgeon et du cotylédon... » ; Wardlaw (1954) : « La région distale du pro-embryon piriforme devient un membre foliaire terminal... » ; Juguet (1971) : « ... le caractère terminal du cotylédon ne nous apparaît pas comme une illusion, mais bien comme un fait réel inscrit dans la segmentation ». Enfin, bien que Randolph (1936) soutienne l'idée d'un point végétatif apical, il admet que le cotylédon procède d'une division banale du proembryon et non d'un méristème.

En résumé, les défenseurs les plus obstinés du « cotylédon » chez les Monocotylédones, sont obligés de convenir que son origine histologique est différente de celle des cotylédons chez les Dicotylédones.

Ces premières étapes de l'organogenèse ne sont pas identiques chez tous les embryons. Alors que le point végétatif apparaît tardivement, en position basse, sur le proembryon de l'*Asparagus*, il apparaît plus tôt, près du sommet, chez d'autres espèces, et il y a tous les cas intermédiaires. Nous verrons (E) que ce sont les gradations d'une même structure,

lesquelles, mal interprétées, conduisent aux controverses inutiles de « point végétatif apical = cotylédon latéral », et de « point végétatif latéral = cotylédon terminal ».

4. Morphogénie

C'est une étape de croissance qui ne concerne plus les embryonomistes. Hormis l'initiation du bourgeon, la polarité de l'embryon s'accuse avec la différenciation radiculaire et une certaine activité mitotique distale du protocorme. Le développement plus ou moins avancé des embryons consiste, le plus souvent, en une modification des rapports entre le jeune sporophyte et l'albumen. Par exemple, au stade de la graine mûre, l'embryon des Hélobiales ne dispose plus d'albumen, mais est souvent hypertrophié (E. 11) ; celui du Cocotier reste menu au sein d'un albumen considérable ; celui du Maïs est formé d'un haustorium chargé de réserves, d'un albumen encore important, et d'un bourgeon de plusieurs feuilles déjà bien développées ; etc. Ce développement de l'embryon en plantule se fait souvent aussi par dépassement de certaines étapes, concernant, par ex., les trajets vasculaires.

5. Typologie des embryons et plantules

En résumé, nous reconnaissons trois étapes dans l'accomplissement du blastophyte : 1) embryogénique (Souèges, *passim*) ; 2) organogénique, par laquelle se séparent les embryons des Di- et Mono-cotylédones, puis les embryons palin- et cœno-génétiques (Smirnova, 1964) ; 3) morphogénique, marquée d'abord par le niveau de formation du bourgeon axillaire, puis par les détails de forme, de position et d'importance dans la graine (Martin, 1946). Plus précisément, les embryons à maturité, ou plantules, sont d'excellents caractères génériques, sinon spécifiques, mais ne nous concernent plus.

B. LES IDÉES PRÉCONÇUES

Il est bien entendu que les sous-titres suivants expriment les idées que je dénonce.

1. « Tout embryon aurait nécessairement un cotylédon »

Le dogme du cotylédon pèse sur l'embryologie. Il faut, à tout prix, trouver un cotylédon parmi les organes ou appendices de l'embryon des Monocotylédones. On a tout inventé : syncotylie (Sargant & Arber, 1915), hétérocotylie (*auct. mult.*), dialycotylie (Worsdell, 1916), pour démontrer le passage de deux cotylédons en un seul..., ou l'inverse. Ces particularités peuvent exister, c'est vrai, mais non chez les Monocotylédones. Quant à la petite encoche latérale, elle a de bien grandes vertus, puisqu'elle sert d'argument aux « terminalistes » pour qualifier de « cotylédon » la partie distale de l'axe embryonnaire.

De plus, le cotylédon devient abusivement l'organe de référence de l'embryon, ce qui

apparaît très bien dans cette phrase de Souèges (1954) : L'embryon « peut être alors partagé par un plan équatorial, en deux hémisphères correspondant à la partie cotylée et à la partie hypocotylée ». Il en est ainsi des autres vocables : pétiole, gaine, fente, ligule, cotylédonaires ; hypocotyle ; épicotyle ; mésocotyle, etc., tous termes dépourvus de signification chez les Monocotylédones, à ce point que le mésocotyle des Graminées, par ex., est parfois assimilé à l'hypocotyle par les uns, plus souvent à l'épicotyle par d'autres.

2. « La morphogenèse de l'embryon et celle de la plante adulte seraient distinctes »

Pour certains embryologistes, les organes propres de l'embryon seraient des innovations, non régies par les lois habituelles du développement ; même ceux présumés foliaires échapperaient aux règles de la phyllotaxie, sans qu'il y ait lieu de s'en étonner. Toutefois, les auteurs se partagent en deux tendances. Selon les uns, la structure complexe de l'embryon ne peut être élucidée que par son ontogenèse, à l'exclusion, diront même certains, de celle de la plante adulte. Voici, par ex., ce que Worsdell (1916) nous recommande : « Gardons nous bien de regarder ce que devient le coléoptile dans la plantule, c'est un piège qu'il faut éviter ; puisque le coléoptile a son origine sur le scutellum, ce ne peut être que la ligule de cet organe foliaire ». Selon les autres, la structure de l'embryon s'explique mieux par celle de la plante adulte, grâce à quoi on peut se livrer au jeu plaisant des homologies.

3. « L'embryon serait une entité »

Pour les auteurs de la première tendance, la plante surgirait de l'embryon comme le papillon de sa chrysalide. Selon Brown (1965), par ex., les scutellum, coléoptile, mésocotyle et coléorhize de l'embryon graminéen, seraient des innovations spécialement affectées aux besoins de la germination ; elles ne seraient homologues d'aucun des organes de la plante adulte. « Par définition, dit-il, le coléoptile ne peut être une feuille, puisqu'il est directement issu de l'embryon, et antérieurement au point végétatif qu'il doit protéger ». Cette première interprétation erronée oblige à d'autres artifices. Quand la suite du développement écarte le coléoptile de sa base, on imagine une autre innovation, une prothèse en quelque sorte, que l'on qualifie de mésocotyle contre toute logique. Il faut enfin une bonne teinte de finalisme pour penser que la racine séminale des graminées a besoin, plus qu'une autre, du fourreau de la coléorhize pour se protéger.

En résumé, cette façon de concevoir l'embryon est une solution de facilité, contraire au principe de la botanique, qui se donne pour tâche de reconnaître les organes fondamentaux sous les apparences de leur fonction (B. 6).

4. « L'indication fournie par l'origine des organes de l'embryon n'aurait pas à être vérifiée »

Certes, il n'y a rien à redire sur le principe des origines, lequel nous guide, précisément, dans la reconnaissance des homologies. Encore faut-il ne pas se tromper dès le départ, sous

peine de commettre des erreurs en chaîne par méconnaissance de la dynamique du développement. En effet, après la méprise initiale qui consiste à attribuer une structure foliaire à l'étage distal de l'embryon, les anatomistes reviendraient sur leur jugement s'ils ne négligeaient les enseignements de l'organographie postembryonnaire, laquelle est aussi une application du principe des origines. Alors, l'explication du coléoptile serait toute simple (F. 3).

5. « L'embryon serait une préformation »

On peut tout imaginer sur un embryon développé, de sorte que la recherche des homologies, entre ses organes et ceux de la plante adulte, donne également lieu à de regrettables confusions. Certains auteurs se raccrochent toujours à cette vieille idée selon laquelle l'embryon serait l'image réduite de la plante adulte avec tous ses détails. Une telle conception est contraire aux enseignements de l'ontogénie, puisque c'est précisément grâce aux structures élémentaires des embryons que sont possibles les homologies en embryologie comparée.

Le puzzle de l'embryon graminéen : Cet embryon s'est montré très favorable à ce type de spéculation. Le scutellum est conçu comme un organe foliaire, ayant : limbe, pétiole, gaine, ligule, stipules, auricules, etc. Cette image doit être esthétiquement satisfaisante, car elle a été très en faveur. Il en résulte que cet embryon bénéficie d'un vocabulaire fourni. Synonymes compris, nous relevons : scutellum, hypoblaste, épicotyle, hypocotyle, mésocotyle, pédicule, épiblaste, blaste, blastème, hypopeltatum (E. 11), coléorhize, coléoptile, piléole, sans parler de la gemmule et de la radicule. C'est une véritable usine. D'après les homologies proposées depuis bientôt deux siècles, nous constatons que les auteurs déplacent les différentes pièces, sans pouvoir les ajuster à la satisfaction générale. C'est que le puzzle est truqué ; il y a une pièce de trop : c'est le cotylédon (scutellum).

6. « La fonction des organes en indiquerait la nature »

a) On a voulu confirmer le caractère foliaire du scutellum graminéen d'après ses glandes et poils, analogues à ceux des feuilles (Mimeur, 1950 ; Negbi & Koller, 1963 ; Norstog, 1969, etc.). Ce dernier auteur a également observé que le scutellum assurait la fonction chlorophyllienne en expérimentation *in vitro* (1969). Le « pétiole cotylédonaire » des auteurs présente des poils absorbants, des stomates, et assure la photosynthèse chez nombre d'espèces. En fait, ces caractères anatomiques et physiologiques n'autorisent pas à prétendre que ces organes sont des feuilles, car il est bien heureux pour les Cactées, Euphorbes succulentes, et *Vanilla madagascariensis* Rolfe, pour citer une Monocotylédone aphylle, que les tiges puissent également remplir des fonctions chlorophylliennes.

b) Depuis Haberlandt (1886), de nombreux auteurs ont constaté la présence fréquente de poils absorbants sur la coléorhize. Pachkov (1951), Jacques-Félix (1957), Guttenberg & Pankow (1957), suivis par d'autres, en ont déduit qu'il s'agissait de la radicule elle-même. Mais, certains auteurs (Nishimura, 1922 ; Foard & Haber, 1962 ; Birch, 1963 ; Mlada, 1974, etc.) en remarquant que ces poils s'étendent également sur l'épiblaste, font diverger les avis. Les uns pour dire que la coléorhize n'est pas plus la radicule que l'épiblaste ; les autres pour dire que l'épiblaste ne peut être une feuille. Cette dernière négation

est appuyée par Norstog (1969) qui n'a pu en obtenir le verdissement en culture *in vitro*. Toutefois, de meilleures observations permettent des jugements plus nuancés. Mc Call (1934) précise que les poils de l'épiblaste sont de nature foliaire et non radiculaire. Pour Norstog (1969), les poils absorbants de la coléorhize diffèrent de ceux occasionnellement produits par le scutellum et le coléoptile. C'est que, en définitive, la faculté temporaire d'émettre des poils absorbants peut être largement partagée par les diverses parties des graines en germination. Favarger (1954 ; 1957) a recensé 31 espèces de *Saxifraga* dont l'albumen présente ce caractère.

c) L'organographie indique que le coléoptile est une feuille, opinion couramment admise depuis Percival (1921). J'en ai fait moi-même la base de mon explication du protocorme (1957) ; Norstog (1969) en a obtenu le verdissement *in vitro* ; Goursat & Guignard (1970) ont signalé l'existence d'hydatodes ; etc. Dans ce cas, on voit que les avis concordent. Cependant, certains persistent à y voir une innovation particulière (Brown, 1965), ou la ligule du scutellum (Guédès, 1968).

d) Chez les Dicotylédones, cette polyvalence de fonction revient aux cotylédons qui assurent, soit exclusivement, soit successivement, les fonctions haustoriales, de réserve, ou d'assimilation chlorophyllienne. Enfin, c'est important pour nous de le signaler, c'est parfois la tigelle acotylée qui a des fonctions haustoriales ou de réserve.

e) Le « mésocotyle » donne également lieu à de semblables confusions. Pour les uns c'est l'épicotyle, puisqu'il est placé au-dessus du « cotylédon » ou scutellum ; pour Scklickum (1896) ce n'est surtout pas un épicotyle, mais bien un hypocotyle par sa structure ; pour d'autres c'est un mésocotyle qui relie les deux parties du « cotylédon ». En raison de trajets vasculaires différents, correctement expliqués par Avery (1930), on en arrive à dire que c'est un épicotyle chez le Maïs et un hypocotyle chez l'Avoine. Pour Arstchwager & Mc Guire (1949), Brown (1965), Tatéoka (1969), etc., c'est finalement le terme de mésocotyle qui convient le mieux, car la structure n'est exactement celle, ni d'une tige, ni d'un hypocotyle, ni d'une racine. Ainsi masque-t-on la simple réalité de cet entrenœud de ramification (F. 2).

En conclusion, si les études sur le rôle des organes chez les graines en germination sont toujours les bienvenues, les déductions que l'on peut en tirer ne sont que facultatives, car c'est l'organographie qui décide des homologies.

C. L'ONTOGENÈSE PRÉPARE LE FUTUR

Au cours de l'ontogenèse, malgré l'importante pause physiologique (latence avec ou sans dormance) du blastophyte, il n'y a aucune discontinuité dans la morphogenèse des organes végétatifs : il n'y a que des erreurs d'interprétation, comme celles que nous venons de relater. Ceux des embryologistes qui se voilent la face plutôt que d'avoir à connaître la suite du développement, et ceux des morphologistes qui font de l'embryon un édifice compliqué, sans rapport avec l'embryogenèse, sont également fautifs. La responsabilité des embryologistes est particulièrement engagée, car leurs observations sont cautionnées par des techniques avancées.

L'expression de Mc Call (1934), selon laquelle « L'embryon est tout d'abord une jeune plante » ; la réhabilitation du sens de plantule par Plantefol (1976), sont donc tout à fait justes. Il est indispensable de restituer son vrai caractère au jeune sporophyte séminal et de lui retirer celui d'exception, jalousement défendu par certains embryologistes.

Le problème ainsi correctement posé, c'est un bien grand mot de parler d'homologies entre les organes végétatifs de l'embryon et ceux de la plante adulte, car il ne s'agit que de gradients morphologiques, inhérents à tout développement végétal. Aucun des dispositifs germinatifs qui, souvent, déroutent les observateurs, n'échappe aux définitions de l'organographie. D'après ma conception du protocorme (1957), il suffit de distinguer l'axe primaire, adapté à une fonction haustoriale, de son bourgeon, dont la croissance donne la plante autotrophe, pour que plus rien ne soit compliqué : aucun organe ne diffère, fondamentalement, de ceux de la plante adulte.

D. LES CONCEPTIONS COTYLÉDONAIRES

Quelques auteurs admettent la « monocotylie » sans que cela leur pose de problème. Pour Brown (1960, 1965) le « cotylédon » est, chez les Graminées, une innovation exclusive de l'embryon ; inutile de lui chercher d'homologue. Pour Tomlinson (1970 : 211), les Monocotylédones ont un « cotylédon » comme les Dicotylédones en ont deux. Par contre, la plupart des embryologistes tentent de justifier les anomalies qu'entraîne le postulat du « cotylédon ».

1. **Qu'est-ce que le cotylédon ?**

Cette précision est nécessaire, car l'une de nos difficultés résulte d'un malentendu glossologique. En effet, si quelque commentateur pouvait faire admettre que l'on peut qualifier n'importe quel organe haustorial de cotylédon, les discussions séculaires sur cette question n'en apparaîtraient que plus dérisoires.

C'est bien après que John Ray (1703) ait établi sa classification basée sur l'embryon, que l'on s'est préoccupé de savoir ce qu'est le cotylédon des Monocotylédones. Est-ce un organe différent, ou est-il homologue de l'un de ceux des Dicotylédones ? Les réponses montrent que ce même terme est appliqué à trois structures supposées différentes : 1) le cotylédon n'est pas un organe foliaire ; c'est une innovation ; 2) le cotylédon est un organe foliaire axial, propre aux Monocotylédones (D. 2) ; 3) le cotylédon est un membre foliaire, homologue à l'un de ceux des Dicotylédones (D. 3).

Pour nous, le terme de cotylédon n'est pas une allusion morphologique directe au cotyle (κοτνλη), pouvant désigner n'importe quoi ; il a été établi pour les *deux membres foliaires de l'embryon des Dicotylédones*, en raison de leur ressemblance avec les feuilles du *Cotyledon* des Grecs. En conséquence, l'embryon des Monocotylédones n'a pas de cotylédon s'il n'a aucun organe qui réponde à cette définition de membre foliaire.

Nous devons une intéressante remarque à De Vogel (1979) sur le cotylédon chez les Dicotylédones : Les organes assimilateurs, portés sur l'hypocotyle des plantules épigées, seraient les deux premières feuilles, ou paracotylédons, alors que les cotylédons proprement

dits se situeraient sur le collet, mais ils seraient généralement avortés ou rudimentaires. Cette suggestion nous conforte dans l'idée du protocorme acotylé, ou à cotylédon rudimentaire, chez les Monocotylédones. Ajoutons que le terme de cotylédon ne nous paraît pas applicable aux premières feuilles (fussent-elles opposées) des embryons palingénétiques et prothalliens.

2. **Les hypothèses de la terminalité du cotylédon et d'une croissance phyllopodiale, ne sont pas recevables**

De nombreux auteurs ont admis la terminalité du « cotylédon », car elle s'accordait avec leur conception de la croissance. Pour eux, l'embryon est précisément le premier des phyllopodes, ou phyllorhizes (Chauveaud, 1923), qui construisent la tige des Monocotylédones. Chez beaucoup de celles-ci, en effet, les primordiums foliaires sont annulaires et contigus, de sorte qu'ils semblent déboîter les uns des autres, sans qu'un cône végétatif autonome soit apparent. Dès 1843, Reissek indique que le cotylédon terminal et le bourgeon axillaire des Monocotylédones impliquent une croissance sympodiale. Worsdell (1916), dont c'était également l'opinion, rapporte les observations des premiers embryologistes, Hanstein (1870), Fleischer (1874), Hegelmeier (1874), Celakowsky (1897), déjà cités (A. 4). Tous s'accordent pour dire que les feuilles gemmulaires des espèces étudiées, *Juncus*, *Canna*, *Pistia*, etc., font suite au cotylédon terminal, et se succèdent sans aucune trace préalable de tige apicale. Plus récemment, Souèges défend cette conception à plusieurs reprises : « Chez les Monocotylédones le mode de croissance est généralement sympodique et se retrouve dans l'embryon où l'axe principal avorte en donnant le cotylédon terminal, tandis que se différencie un nouvel axe de croissance qui se comporte comme le premier » (1954 : 387). Il précise ailleurs : « Il ne peut donc pas se produire de vrais bourgeons axillaires, mais seulement une succession, par voie sympodique, de bourgeons terminaux... » (1954 : 136).

L'hypothèse du cotylédon terminal ne peut donc être soutenue que par celle d'une croissance phyllopodiale. Or, nos connaissances actuelles nous permettent d'affirmer : que la préséance axiale est constante ; que les primordiums foliaires ne sont donc pas les points végétatifs ; que les feuilles sont généralement pourvues de bourgeons axillaires normaux, même chez les espèces typiquement non ramifiées (Palmiers). De plus, même admise, la croissance phyllopodiale se heurterait à la règle phyllotaxique, ainsi que je l'ai déjà montré (1958*b*).

Reste le problème de glossologie : un organe terminal peut-il être qualifié de cotylédon ? En bon généraliste qu'il était, Sachs (1868) avait déjà répondu par la négative. Coulter & Chamberlain (1903) n'admettaient pas davantage qu'un organe terminal soit homologué à une feuille, et ils comparaient l'embryon des Monocotylédones à celui des Ptéridophytes (I. 1).

Croissance et ramification

Lorsque j'ai voulu ajouter en 1957 à la crédibilité de ma version du protocorme, j'ai dit, tout simplement, que la formation d'un bourgeon de remplacement sur l'embryon n'avait rien d'extra-

ordinaire, car les Monocotylédones sont fréquemment sympodiales. Certains commentateurs m'ont alors fait observer que mon idée rejoignait celle des embryologistes qui pensent justifier ainsi la terminalité du cotylédon. Cette remarque n'était pas fondée, ainsi que je l'ai démontré peu après (1958*b*). Toutefois, constatant que certains Traités de Botanique modernes entretiennent la confusion entre le processus continu de la croissance et celui, intermittent, de la ramification, je crois utile de donner quelques précisions sur ce sujet.

a) *Croissance phyllopodiale.* — Cette conception de la croissance, selon laquelle ce sont des éléments folio-caulinaires successifs : phyllopodes, phyllorhizes, etc., qui édifient la plante, n'intervient pas directement dans notre problème. Cependant, ce n'est pas sans raison qu'elle a été plus particulièrement revendiquée pour les Monocotylédones et les Ptéridophytes ; nous y reviendrons (J. 1).

b) *Ramification sympodiale.* — Cette ramification, consécutive à la déchéance périodique des apex, par floraison ou non, se réalise selon des modalités très diverses qui viennent d'être remarquablement inventoriées (Hallé, Oldeman & Tomlinson, 1978). Les Monocotylédones, auxquelles je me référais plus particulièrement (1958*b*), sont celles chez lesquelles les sympodes forment des plexus rhizomateux, plus ou moins durables, tandis que les pousses terminales, feuillées et florifères, sont temporaires. C'est également le cas de beaucoup de plantes bulbeuses, à ceci près que le sympode se fragmente ; l'exemple le plus significatif étant celui de l'ail cultivé (*Allium sativum* L.), dont la production répétée de cayeux est le seul mode de propagation. Mais il est bien évident que, même dans ce cas extrême, chaque bulbe plurifolié est lui-même monopodial (= monoaxial), comme l'est le stipe de nombreux Palmiers. Chez les Graminées cette même structure se poursuit jusqu'à l'anthécie, puisque les épis et épillets sont eux-mêmes des monopodes ramifiés. Certains stolons peuvent également atteindre des dimensions importantes en croissance monopodiale. Par contre, on peut reconnaître la ramification sympodiale chez des inflorescences cymoïdes, sur lesquelles je reviendrai à propos de la préfeuille (F. 1).

3. **Les hypothèses d'un cotylédon appendiculaire ne sont pas recevables**

Convaincus de ce qu'un embryon est nécessairement cotylé, sachant que, par définition, le cotylédon est un membre foliaire, les auteurs s'attachent à démontrer que le cotylédon des Monocotylédones est l'homologue de l'un de ceux des Dicotylédones. Les morphologistes s'appuient sur les convergences qui peuvent exister entre quelques cas, spécifiques ou accidentels, d'embryons hétéro- ou mono-cotylés chez les Dicotylédones (*Ranunculaceæ* et *Nymphæaceæ* principalement) et les embryons présumés hétérocotylés des Monocotylédones. La tâche n'est pas facile non plus pour les embryologistes. Ils font valoir que l'unicité et la terminalité apparentes du cotylédon tiennent à des facteurs trophiques, qui en favorisent la croissance, rejettent le point végétatif latéralement, et interdisent la formation du deuxième cotylédon. C'est devenu une « profession de foi » soutenue par de nombreux auteurs : Strasburger (1902), Graves (1908), Avery (1930), Randolf (1936), Yakovlev (1946), Roth (1957), Solntzeva & Yakovlev (1964), Batygina (1969), Philip & Haccius (1976), pour ne citer que ceux là. Leurs travaux ont surtout porté sur l'embryon graminéen, dont ils ont invoqué la dorsiventralité accusée.

P. Neville (1973) s'est porté à leur secours, en faisant remarquer qu'un apex peut probablement initier un cotylédon précoce, avant d'être lui-même matérialisé. Remarque pertinente, qui se vérifie effectivement entre apex et feuilles sur les pousses végétatives (E. 2), mais qui tombe à faux chez l'embryon, dont l'axe initiateur est précisément le soi-disant « cotylédon » des auteurs.

D'autres types d'embryons sont plus convaincants. Campbell (1897), ayant remarqué

que le point végétatif de *Najas* et de *Zannichellia* est subapical, va faire école en ranimant l'idée que l'embryon des Monocotylédones dérive de celui des Dicotylédones. C'est à l'issue d'un travail sur *Ottelia alismoides* Pers., que HACCIUS (1952) ouvre la controverse qui l'opposera à SOUÈGES, si bien que divers commentateurs en viendront à identifier ces deux auteurs à leurs positions antagonistes. Parmi d'autres, citons SWAMY & LAKSHMAMNAN (1962 *a & b*), pour qui le méristème épicotylaire et le cotylédon naissent bien côte à côte sur le proembryon de *Najas lacerata* Rendle et de *Halophila ovata* Gaud. Même lorsqu'il est évident que le point végétatif se forme tardivement, en position latérale, comme chez *Lemna gibba* L. (HACCIUS & LAKSHMANAN, 1966), le même argument d'autorité sera maintenu : « ... la terminalité du cotylédon n'est que la conséquence souvent passagère, d'une prépondérance temporelle et spatiale du cotylédon ». Pour GUIGNARD & MESTRE (1969*b*) : « ... l'apex caulinaire de l'*Agapanthus umbellatus* L'Hér. se différencie au sommet du proembryon ; l'édification du cotylédon, dont le primordium apparaît latéralement, entraîne ensuite le rejet latéral du point végétatif ». A propos du *Cocos nucifera* L., HACCIUS & PHILIP (1979) font remarquer que la position terminale originelle de l'apex caulinaire est plus aisément reconnaissable chez les embryons massifs, alors que chez ceux qui sont plus petits, le développement du « cotylédon » — en raison de sa prévalence dans le temps et l'espace — recouvre l'apex dès le départ. En appeler à l'autorité de GŒBEL, pour qui ce sont les organes qui décident de la disposition des cellules et non l'inverse, est une sage résolution. Mais il me semble que HACCIUS a une curieuse façon d'accommoder ce précepte à sa convenance, car dire que c'est la faute d'une croissance exagérée des cellules si le « cotylédon » est terminal, au lieu d'être à sa bonne place de cotylédon vrai, c'est bien recourir à l'argument cytographique contre le raisonnement organologique.

Cette conception n'est pas recevable. Les cas d'hétérocotylie, signalés chez les Monocotylédones, résultent de mauvaises interprétations, consécutives à des coupes mal orientées, ainsi que HACCIUS & PHILIP (1979) l'ont montré eux-mêmes. De son côté, JOHANSEN (1945) a bien insisté sur le fait que les meilleurs travaux, sur les types d'embryons les plus favorables, n'ont jamais permis d'observer l'indice d'un deuxième cotylédon. Les défenseurs de cette conception ne se sont jamais posé la question de savoir pourquoi il n'y a pas de bourgeon cotylédonaire intercalé entre leur « cotylédon » et leur point végétatif présumé axial (E. 6). Ils n'ont jamais su expliquer la superposition de leur « cotylédon », supposé foliaire, et de la vraie préfeuille (coléoptile) chez les Graminées.

4. **L'hypothèse d'un changement de polarité du point végétatif n'est pas recevable**

D'après leurs propres observations, certains embryologistes ne pensent pas que la position latérale du point végétatif soit due à un développement excessif du cotylédon, de sorte qu'ils hésitent sur le choix d'une explication rationnelle. JUGUET (1973), par ex., au lieu de se débarrasser de la notion du « cotylédon terminal », propose cette hypothèse : « l'édification latérale du méristème caulinaire participe d'un changement de polarité au cours de l'embryogenèse ». Il fait donc sienne cette idée de CHADEFAUD (citée par VEYRET, 1965), selon laquelle l'axe primaire se transformerait en cotylédon, qui deviendrait ainsi la première feuille d'un axe latéral secondaire. Cette proposition n'introduit aucune perspective nouvelle : dire que l'axe est infléchi par la croissance exagérée du cotylédon (D. 3),

ou dire qu'il change de polarité, ne modifie rien. Le caractère subordonné du point végétatif n'est pas davantage reconnu ; le « cotylédon » conserve sa qualité de première feuille, et se trouve en contradiction avec la règle phyllotaxique.

En conséquence, cette conception n'est pas plus recevable que la précédente. En outre, même si l'on concède à l'auteur qu'il emploie l'expression de changement de polarité dans un sens élargi, cela n'en masque pas moins les réalités de l'organogenèse. Le changement de polarité des tissus organisés n'est pas si aisé chez les Cormophytes, même sous conditions expérimentales. Selon GAUTHERET (1945), qui a rapporté de nombreuses études sur le sujet, « la polarité des tissus est l'expression de forces internes qu'aucune intervention extérieure ne peut inverser ». Puisque cette polarité se révèle dès le zygote, dont elle ordonne les premières divisions (MESTRE & GUIGNARD, 1973), elle est déjà fortement établie, et irréversible, dans le jeune cormophyte qu'est le proembryon. Dès lors, il est plus objectif de parler des corrélations qui s'exercent entre les organes et en régissent l'agencement. Dans le cas présent, c'est l'apex du protocorme (« cotylédon » des auteurs) qui initie le point végétatif de flanc et le matérialise, à un moment (à un niveau) caractéristique de l'espèce concernée.

5. **L'hypothèse de deux types embryonnaires fondamentaux n'est pas recevable**

Cette hypothèse résulte d'une importante évolution des idées qui ont conduit GUIGNARD à soutenir successivement plusieurs théories différentes.

1. Dans son travail fondamental de 1962, cet auteur affirme que le développement du cotylédon (scutellum) des Graminées « montre indubitablement son origine axiale et terminale ». En conséquence, il donne tort à ceux qui, comme YAKOVLEV (1946), HACCIUS (1952), ROTH (1957), etc., « considèrent que l'embryon doit sa forme dissymétrique à la croissance d'un seul cotylédon, avec rejet latéral de la gemmule organiquement terminale... ».

2. Puis, consécutivement à une étude faite en commun sur l'embryon de l'*Agapanthus* (1969*a*), GUIGNARD & MESTRE (1969*b*) présentent une conception inverse de la précédente : « Le cône végétatif de la tige des Monocotylédones se différencie, comme chez les Dicotylédones, au sommet du proembryon ; l'édification du cotylédon dont le primordium apparaît latéralement entraîne ensuite le rejet latéral du point végétatif ».

3. Dès l'année suivante, cette conception est, à son tour, infirmée. A l'occasion de deux notes, non consacrées à ce sujet précis, GOURSAT & GUIGNARD (1970), GUIGNARD & MESTRE (1970), introduisent incidemment l'hypothèse d'un bourgeon adventif qui remplacerait le point végétatif apical chez les Graminées.

4. Enfin, s'appuyant sur certaines observations précises qui confirment l'initiation latérale du point végétatif (JUGUET, 1971 ; LONGEVIALLE 1973, par ex.), GUIGNARD (1975*a*) parvient à cette conclusion que les théories précédentes ne s'excluent pas, mais qu'elles concernent, respectivement, des types différents d'embryons.

Vouloir concilier les erreurs contraires n'est pas chose aisée, de sorte que cette tentative est plus idéaliste que rationnelle. Selon GUIGNARD, il y aurait, d'une part, les Monocotylédones ancestrales, surtout représentées par les Hélobiales, dont l'embryon résulterait du rejet latéral du point végétatif par la croissance privilégiée du cotylédon appendicu-

laire (D. 3) ; puis, d'autre part, celles plus évoluées, chez lesquelles « le point végétatif, initié au sommet, avorte, aucun mouvement de translation ne se produit : d'emblée le point végétatif est remplacé par le développement d'un bourgeon adventif sur le côté » (1975*a* : 196).

Cette assertion est très engagée. Elle postule que le niveau du point végétatif sur l'embryon n'est pas un caractère morphologique variable, mais un caractère fondamental de structure. Cela suppose, il me semble, que les embryons sont, ou d'un type, ou de l'autre. Est-ce le cas chez les Monocotylédones ? Ly Thi Ba qui, dans son excellent travail de 1981, se réfère à Guignard, ou le cite textuellement pour beaucoup de ses conclusions, est parfois conduite à des contradictions. Ainsi, après avoir affirmé que les Hélobiales sont homogènes quant à leurs caractères embryogéniques, elle ajoute qu'elles se partagent entre les deux types fondamentaux d'embryons : les Hydrocharitacées, Potamogetonacées, Zannichellacées et Najadacées seraient du premier groupe, avec point végétatif apical ; les Alismatacées, Butomacées, Juncaginacées et Aponogetonacées seraient du second, avec point végétatif latéral. Citant le *Potamogeton lucens* L., qu'elle a bien étudié antérieurement en collaboration (1978), elle indique que la position de l'initium du point végétatif dans la moitié supérieure de l'embryon, en confirme l'origine terminale ! Toutefois, consciente de ce que c'est là une terminalité très relative, elle précise que si *Potamogeton* appartient effectivement au premier groupe, c'est, néanmoins, « une espèce déjà évoluée, chez laquelle le rejet du point végétatif ne se fait pas précocement au sommet de l'axe... ». On ne sait trop, dans ces conditions, quand l'embryon est « évolué », c'est-à-dire à partir de quel moment il présente, simultanément, les traces de l'apex « avorté » et le point végétatif adventif. C'est que, tout simplement, ce point végétatif, « initié au sommet, et qui avorte », est strictement hypothétique, car il n'en est d'autre, sur l'embryon, que celui du bourgeon axillaire, dont la position est caractéristique des unités taxonomiques concernées (E. 3, 4, 7).

Il y aurait bien d'autres remarques à faire sur cette théorie. On ne comprend pas pourquoi, si ce n'est pour se raccrocher à ma conception de 1957, l'auteur rajoute un paragraphe pour dire que le cotylédon « correspond ainsi à l'axe primitif avorté (cotylédon + hypocotyle) », ce qui équivaut à une autre version. En effet, puisque, selon sa propre théorie, l'embryon « ancestral » serait homologue de celui des Dicotylédones, c'est-à-dire dont le « point végétatif apical » serait rejeté sur le côté par le « cotylédon appendiculaire » particulièrement vigoureux, on ne voit pas pourquoi celui-ci correspondrait « ainsi à l'axe primitif avorté... » chez l'embryon « évolué ». La confusion est totale. Par ailleurs, cette conception aggraverait singulièrement la coupure entre les deux types présumés d'embryons.

Mais l'auteur ne croit guère à son cotylédon axial, puisqu'il le considère à nouveau comme foliaire, et se heurte toujours à l'anomalie cotylédon-coléoptile, qu'il tente de surmonter, cette fois-ci, par une hypothétique structure ramifiée du point végétatif, laquelle est également fausse. Le propre d'une préfeuille est d'être adossée à l'axe porteur et non au pénultième (E. 8).

Cette ultime tentative de Guignard ne fait que souligner le caractère déplorable de ces discussions de « terminalité » et de « latéralité ». Il suffit d'admettre la conception du protocorme ramifié, telle que je l'ai exposée en 1957-58, pour que tout soit limpide dans la structure de l'embryon cœnogénétique, et pour que toutes les hypothèses précédentes apparaissent superflues.

II. LA SOLUTION : BANALISER L'EMBRYON

« De toutes les interprétations, il y a des chances pour que ce soit la plus simple, dans la mesure où elle est conforme aux faits, qui soit la plus exacte »

Mc Call, 1934

J'ai bien attristé W. Brown (1965) avec ma version de l'embryon graminéen. Un embryon qui n'a ni cotylédon, ni méristème apical, ni racine primaire, ce n'est pas sérieux... Je pose alors la question : où sont le cotylédon, le point végétatif et la racine primaire de l'embryon orchidéen, qui, de plus, ne peut reprendre son développement postséminal qu'avec le concours d'une mycorhize ? Voilà une infirmité qui semble assez bien réussir à cette famille des Orchidées, puisque, avec quelque vingt mille espèces, elle représente un contingent non négligeable des Monocotylédones, et qu'elle est un argument majeur dans la compréhension de l'embryon.

E. L'EMBRYON CŒNOGÉNÉTIQUE EST UN PROTOCORME TERMINÉ ET RAMIFIÉ

1. **Le cormus d'abord**

Les embryologistes, ai-je répété, sont dominés par cette idée de l'omniprésence du cotylédon (B.1). Pourquoi vouloir que l'embryon, normalement constitué d'une tigelle et d'une radicule, tel qu'il est si parfaitement représenté par toutes les figures publiées, soit coiffé par un « cotylédon » ? Est-il donc si difficile d'admettre que l'embryogenèse des Cormophytes puisse reconstituer d'abord le cormus, base et support de l'organisation ultérieure, sans qu'il soit nécessairement pourvu d'un membre foliaire assimilateur ? Ce cormus n'est-il pas la partie essentielle de l'embryon ? Emberger (1960 : 70) dit à ce sujet : « L'interprétation foliaire du corps des plantes vasculaires est infirmée par l'embryogenèse qui montre que le jeune embryon forme bien un axe dont les feuilles et les racines sont des émanations, aussi bien chez les Phanérogames que chez les Cryptogames ». Cette remarque s'applique encore mieux aux cormus acotylés des Monocotylédones ; et à ceux que l'évolution a inventés chez quelques Dicotylédones, *Barringtonia*, par ex.

2. **Morphogenèse de la pousse végétative**

On m'a reproché de comparer l'embryon graminéen à la partie nodale d'un chaume. Je vais aggraver mon cas. Je vais dire que l'organogenèse de l'embryon est identique à celle de la pousse végétative, à ceci près qu'elle est limitée à un seul initium.

La pousse végétative nous intéresse : a) par le principe même de son fonctionnement : b) par les rapports morphologiques entre l'apex et les initiums latéraux.

a. Il est suffisamment admis, je pense, après les travaux de Plantefol, Buvat, etc., cités par Nougarède (1965), que l'apex même du cône végétatif n'est pas méristématique, mais qu'il assure la distribution chronique et spatiale des méristèmes de flanc, initiateurs des membres foliaires et de leur bourgeon axillaire.

b. L'espace compris entre l'apex et l'initium le plus récent peut varier au gré de certains facteurs extérieurs et génétiques. Il est minimum avec le premier plastochrone qui suit la germination (Catesson, 1953) ; il augmente en période de croissance active, puis il diminue en période de repos (Chouard, 1952) ; il est caractéristique des genres et espèces, comme chez les Graminées, par ex. (Sharman, 1947) ; où bien encore, de 40 μm seulement chez *Luzula pedemontana* Boiss. & Reut., il atteint 160 μm chez *Agropyron repens* Pal. Beauv. (Catesson, 1953) ; à peine discernable chez beaucoup de Monocotylédones bulbeuses ou pachycaules, il est important chez *Helodea*. On pourrait multiplier les exemples.

En d'autres termes, si les anatomistes de l'apex argumentaient comme les embryologistes, ils diraient que l'initium est apical chez Luzula, par ex., et latéral chez Helodea, par ex.

3. **Le protocorme initie un seul bourgeon**

Le processus que nous venons de rappeler commence dès l'embryon. Le véritable apex du protocorme est le « cotylédon » des auteurs ; il initie plus ou moins tôt, ou maintient sous inhibition pendant plus ou moins longtemps, le bourgeon latéral (point végétatif primaire des auteurs) qui se manifeste ainsi en un point plus ou moins écarté de l'apex. A cet égard, puisque l'on parle de plastochrone, il serait plus logique de s'exprimer en termes de temps, plutôt qu'en termes d'espace, pour définir les rapports entre initium et apex.

Nous avons déjà évoqué (A. 3 ; D. 5) ces particularités qui sont à l'origine des querelles entre « terminalistes » et « latéralistes » du point végétatif. En fait, il s'agit d'une seule et même structure, qui s'exprime diversement en fonction des groupes taxonomiques concernés. Classés selon ce critère, les embryons forment une série continue (Veyret, 1965 : 100) qui s'étend des Potamogétonacées, Najadacées, etc., à initiation précoce, aux Liliacées, Cypéracées, etc., à initiation tardive. Il s'agit donc d'un caractère taxonomique, ce qui est un bon argument pour assurer que le bourgeon latéral est régulièrement déterminé et non adventif. Est-il associé à d'autres en une série évolutive ? C'est probable, mais non au sens de ceux qui, comme Haccius & Lakshmanan (1966), par ex., pensent que cette évolution se déroule dans le cadre de la « terminalité initiale du point végétatif », avec l'embryon dicotylé pour origine.

4. **Le bourgeon se situe toujours au même niveau organotaxique**

L'accroissement (A. 4), au cours duquel le blastophyte acquiert ses dimensions et forme définitives, correspond à l'allongement intercalaire au cours d'un plastochrone, mais ici il n'y a pas de nouvel initium, car l'apex du protocorme est voué à son rôle haustorial. C'est à cette croissance que certains auteurs (D. 3) imputent le soi-disant passage du « cotylédon latéral » en position terminale. Leurs expressions : « déplacement d'organe » ; « mouve-

ment de translation » ; « déplacement progressif sur le côté d'un apex primitivement différencié au sommet de l'embryon », etc., sont à proscrire. En effet, c'est la partie distale de la tigelle qui s'accroît plus ou moins, de sorte que c'est la position du bourgeon qui doit servir de référence.

5. L'initium n'est pas nécessairement foliaire

Des esprits chagrins me réclameront une feuille axillante : il n'y en a pas. En effet, ce qui distingue l'initium produit par l'embryon, de celui produit par la pousse végétative en général, est qu'il concerne directement le nouveau point végétatif, sans cotylédon préalable, si ce n'est l'épiblaste chez les Graminées (F. 5). Mais l'élément essentiel de l'initium de flanc est le méristème lui-même, et non la feuille temporaire. De sorte qu'un tel bourgeon n'a rien d'extraordinaire, et peut être qualifié d'axillaire, au même titre que ceux des tiges aphylles. Ajoutons que cette absence de membre foliaire sur l'axe primaire se poursuit fréquemment sur le rameau, dont les premières feuilles sont scarieuses.

6. Le bourgeon axillaire est l'équivalent du bourgeon cotylédonaire

Chez les Dicotylédones, l'origine méristématique des cotylédons a donc généralement pour conséquence la formation d'un bourgeon axillaire, ou d'un méristème d'attente, susceptible d'évoluer ultérieurement. Les premiers bourgeons qu'ont à supprimer les cultivateurs de tomate, sont ceux des cotylédons. Van Tieghem (1891) disait même que tout embryon décapité, puis coupé en quatre, pouvait produire quatre plantules. Plusieurs études sont consacrées à ce type de bourgeons chez les Dicotylédones ; mais qu'en est-il chez les Monocotylédones ? Par analogie, les auteurs devraient trouver un tel bourgeon, ou son initium, intercalé entre ce qu'ils qualifient de « cotylédon » et ce qu'ils qualifient de « point végétatif primaire ». Or, à ma connaissance, il n'en est rien.

Par contre, selon la conception du protocorme ramifié, c'est précisément le bourgeon latéral qui est axillaire du cotylédon rudimentaire : épiblaste des graminées, ou virtuel : axilla chez les autres types d'embryons (Jacques-Félix, 1958*a*).

7. L'initium du bourgeon n'est jamais organiquement apical

Nous avons relaté les arguments qu'avancent les auteurs pour défendre la latéralité du « cotylédon » (D. 3). En voici qui prétendent que le point végétatif est initialement terminal : « La preuve que le point végétatif est terminal c'est qu'il apparaît sur l'étage supérieur de l'embryon » ; « il tire son origine de *Ca* » ; « le cotylédon et l'épicotyle (point végétatif) naissent l'un et l'autre de l'étage terminal (*q*) du proembryon » ; etc... Voilà qui est bien heureux. Ce serait plus fâcheux si le bourgeon se formait ailleurs que sur la partie caulinaire de l'embryon.

Certains auteurs, sans se défaire de la théorie du cotylédon, sont cependant plus précis. Pour Vallade (1969), par ex., « (la) mise en place de l'apex caulinaire, s'effectue dans la

région apicale du proembryon, mais en marge de la zone axiale basophile ». De plus, tous les documents publiés montrent que l'initium se situe toujours sur le flanc du cône apical du protocorme, ainsi qu'il apparaît à l'excellente figure du *Najas lacerata* que nous reproduisons (p. 30).

Ces embryons, dont l'initum est subapical, sont exactement comparables aux pousses végétatives, les plus fréquentes chez les Monocotylédones, chez lesquelles il y a contiguïté de l'initium et de l'apex. Emportés par leur conviction, des auteurs seraient même tentés de faire l'inversion.

La préséance caulinaire est également attestée par le trajet procambial, tel qu'il est figuré ou signalé par les auteurs. Selon Juguet (1971) « le caractère strictement terminal du cotylédon des *Cyperaceæ* est encore souligné par l'aspect rectiligne du faisceau procambial qui va, en droite ligne, de la base de l'hypocotyle au sommet du cotylédon... ». Pour Vallade (1969) « Le corps embryonnaire possède typiquement une symétrie axiale ». Il est vrai que cet argument ne peut être généralisé, car il y a, inversement, des embryons chez lesquels les vaisseaux passent directement de la partie radiculaire au bourgeon. Ces caractères sont à l'origine de la distinction, faite par Gatin (1906), entre embryons droits et embryons courbes (cf. E. 9).

En résumé, on voit que bien des auteurs font des efforts pour s'en tenir à la théorie cotylédonaire, alors que leurs propres observations montrent la réalité du protocorme ramifié.

8. **La ramification (caractère subordonné du bourgeon) est attestée par la préfeuille**

La préfeuille a une excellente valeur indicative. Elle s'observe à la base de tout rameau végétatif, ou florifère (bractéole) ; elle s'y trouve en position opposée à la feuille axillante (ou bractée), c'est-à-dire qu'elle est adossée à l'axe préalable (Bugnon, 1967 ; Tomlinson, 1970 ; etc.). Sa présence sur l'embryon est donc une preuve irréfutable de la ramification. Très évidente chez les Graminées (F. 1), sous le nom de coléoptile, elle est plus rudimentaire, ou tardivement dégagée du protocorme, chez les autres Monocotylédones, et surtout, elle est désignée sous les noms divers de « gaine », « ochréa », « ligule », etc., qui en masquent la signification. Toutefois, sa position adossée est évidente.

9. **La radicule est une partie de l'embryon ; l'embryon cœnogénétique (plantule) peut produire des racines adventives de deux générations organotaxiques**

Malgré d'excellents travaux anatomiques, le problème racinaire de l'embryon donne lieu aux mêmes confusions que celui du cotylédon. Avec des termes mal définis, on se préoccupe de symétrie, polarité, priorité, morphologie, etc., alors que l'organographie est négligée, et que la structure réelle de l'embryon est méconnue.

Ainsi qu'il apparaît à ce type de phrase : « ... la radicule de l'embryon est une racine secondaire qui a remplacé très tôt la racine principale avortée », l'erreur la plus habituelle est de considérer que la première racine est la radicule, quelle qu'en soit la nature. Gatin (1906), par ex., à propos de certains Palmiers, distingue : « la « radicule », première racine

émise sur le côté ; la « racine latérale », seconde racine, émise dans l'axe, mais latéralement à la précédente ; la « gaine radiculaire », partie basale de l'embryon.

Pour nous, il n'est d'autre radicule que la base radiculaire elle-même. En effet, puisque l'homologie entre les embryons (proembryons) des Di- et Mono-cotylédones est admise par tous, la radicule, chez les deux classes, ne peut être qu'en continuité épidermique avec la partie caulinaire. Les embryons palingénétiques (Orchidées, G) sont démonstratifs à cet égard, car l'apparition tardive des premières racines adventives sur la pousse feuillée évite les confusions. Ainsi, pour VEYRET (1965 : 90), « ... la présence de poils absorbants sur le protocorme traduit sa nature exacte (de) radicule embryonnaire... ». En reconnaissant à la base radiculaire de l'embryon cœnogénétique la faculté d'extraire le bourgeon hors de la graine, KLEBS (1881-1885) la concevait bien comme étant la radicule des Monocotylédones. La remarque de REISSEK (1843) était également pertinente : « La coiffe racinaire est le corps radiculaire du bourgeon terminal avorté ; la radicule endogène dépend du bourgeon axillaire », ce qui donnait bien à comprendre le caractère secondaire du bourgeon et de la racine adventive. Ainsi comprise, la radicule a toujours un devenir très limité chez les Monocotylédones. Sa croissance peut s'arrêter dès son émergence hors de la graine ; ou bien elle s'allonge quelque peu avant d'être perforée par une racine adventive, comme chez les Graminées (F. 4), certaines Scillées (CHOUARD, 1931), etc., ce qui en a beaucoup facilité la compréhension.

Quant aux racines adventives, elles ne diffèrent en rien, par leur nature, de celles qui se forment sur la plante adulte. La présence de deux nœuds sur le blastophyte ramifié justifie certaines positions apparemment aberrantes : la racine, dite « radicule » par GATIN, est exactement celle du nœud préfoliaire, ce qui explique son orientation oblique ; par contre, la racine axiale, émise ultérieurement, dite « latérale » par ce même auteur, est celle du protocorme. C'est là un excellent exemple de dépassement, puisque la racine du rameau est émise avant celle de l'axe primaire. Ce type de dépassement ne doit pas être confondu avec celui selon lequel il y a seulement un raccordement vasculaire précoce entre la racine du protocorme et le bourgeon. De plus, nous ne nions pas que certains embryons aient des formes particulières, indépendantes des faits précédents. Enfin, des cas litigieux, entre radicule et certaines racines axiales, peuvent exister : c'est l'affaire des anatomistes. GATIN (1908) avait déjà signalé les différents degrés de l'endogénie, et considérait ce caractère comme évolutif.

En conclusion, le terme de radicule doit être réservé à la seule formation racinaire du proembryon. Si des auteurs ne veulent pas accorder cette qualité à toute base radiculaire, ils ne doivent cependant pas la reporter sur la première racine adventive émise. Les qualificatifs « primaire », « secondaire », etc., ne doivent pas être substantifiés, ni appliqués à des caractères de priorité.

10. **La germination se fait « à reculons »**

On me pardonnera cette expression, car elle traduit parfaitement ce qui différencie la germination des Monocotylédones de celle des Dicotylédones. GATIN (1906) avait déjà fait cette remarque que la germination des Palmiers se fait en deux étapes : 1) émergence de la base de l'embryon ; 2) germination proprement dite. Précisons que c'est seulement

au recul du bourgeon que nous faisons allusion, car le tropisme de la base radiculaire est normal. Ce processus est général, sauf chez les espèces exalbuminées (Hélobiales) et chez celles dont l'embryon est latéral (Graminées). On peut dire qu'en aucun cas une plantule de Monocotylédones, parmi tous les types connus (Chouard, 1931 ; Boyd, 1932), n'est analogue à une plantule de Dicotylédones parmi les seize types proposés par de Vogel (1979). Les convergences elles-mêmes sont rares et ne peuvent prêter à confusion. Telle plantule de Monocotylédones, dont le protocorme est laminé et assimilateur, n'est pas comparable à celle d'une espèce monocotylée de Dicotylédones. Inversement, telle Dicotylédone à germination hypogée, dont les deux cotylédons restent inclus dans la graine, et dont la gemmule se dégage sur le côté, se distingue sans erreur de la plantule de Monocotylédone à protocorme haustorial.

Enfin, la germination rémotive, parfois très spectaculaire, ne diffère pas, dans le principe, du type habituel. C'est également par allongement que le protocorme (pétiole cotylédonaire des auteurs) peut entraîner « à reculons » le bourgeon axillaire jusqu'à 70 cm de profondeur, ou l'écarter de plus d'1 mètre de la graine (*Lodoicea*). On conviendra que ce serait beaucoup pour un « pétiole cotylédonaire ». Ce type de germination n'a pas son équivalent chez les Dicotylédones.

Ces caractères germinatifs, propres à chacune des deux classes d'Angiospermes, ne sont pas ceux qu'entraînerait une simple différence dans le nombre des cotylédons. Il y a de 80 à 95 % de Dicotylédones qui ont une plantule épigée (de Vogel, 1979) adaptée à une autotrophie rapide : paracotylédons assimilateurs, feuilles immédiatement déployées, etc. A l'inverse, la plupart des Monocotylédones cœnogénétiques ont une plantule qui reste un certain temps tributaire des réserves séminales : haustorium obligatoire, cataphylles médiocres, etc. Ces comportements respectifs correspondent à des structures différentes : cormus dicotylé, à croissance apicale, d'une part ; cormus haustorial, acotylé et ramifié, d'autre part.

11. **Fonction de réserve et hypertrophie du cormus**

Les embryons cœnogénétiques sont donc surtout caractérisés par leur comportement haustorial au cours de la germination. Si certains peuvent constituer des réserves au cours de la vie séminale, ce ne peut être que par le protocorme. C'est ce type d'embryon, caractéristique des Hélobiales, que Smirnova (1964) qualifie d'autoembryonnaire. Ajoutons que les embryons haustorioscutellaires (Smirnova, 1964) ont également cette faculté. Chez les Graminées, par ex., ce que l'on qualifie inutilement d'hypopeltatum ou de talon, n'est qu'une expansion du protocorme. Encore est-elle souvent décrite ou figurée de manière inexacte, d'après des coupes sagittales. En réalité, elle enveloppe souvent toute la plantule, comme chez les Panicées, par ex., et sa forme insolite ne le cède en rien à celles des embryons d'Hélobiales, des *Ruppia*, par ex. (Ly Thi Ba, 1981).

Ces hypertrophies peuvent poser des questions en raison des déformations qu'elles occasionnent. Mais il est bien évident que l'on doit se garder de leur attribuer une signification organographique qu'elles n'ont pas.

F. LE MODÈLE GRAMINÉEN

Wardlaw (1954) estimait que les Graminées présentent le développement embryonnaire le plus complexe qu'il y ait parmi les végétaux. Pour nous, bien au contraire, ce sont les rapports organographiques entre scutellum, coléoptile et « mésocotyle », qui nous font comprendre la structure de l'embryon des Monocotylédones.

1. **La préfeuille** (= **coléoptile** = **piléole**)

Ayant justement abandonné le concept de ligule, les auteurs sont de plus en plus nombreux à admettre que le coléoptile est une première feuille : celle de la gemmule supposée axiale. Comme ils considèrent que le scutellum est également foliaire, ils doivent user de subterfuges pour expliquer l'anomalie phyllotaxique ainsi induite. Certains supposent des séquences inexactes dans l'ordre de formation des membres foliaires : 1) scutellum ; 2) épiblaste ; 3) coléoptile (Negbi & Koller, 1963). Guignard & Mestre (1970) invoquent une anomalie signalée par Levacher (1970), selon laquelle, chez *Galanthus nivalis* L., « la préfeuille du bourgeon peut être superposée à la feuille qui l'axille ». D'une part, si cette anomalie était réelle, elle indiquerait précisément qu'il y a ramification sympodiale, avec absence de préfeuille ; d'autre part elle a été démentie par Brunaud & Turlier (1971) [1]. Guignard & Mestre (1970) suggèrent également que la différenciation précoce du coléoptile sur le scutellum, lui éviterait d'en subir l'antagonisme. Enfin, Guignard (1975) imagine que le bourgeon serait un rameau au deuxième degré, ce qui donne un résultat également inexact (D. 5).

Ces auteurs ne s'aperçoivent donc pas que le coléoptile est une préfeuille avec ce que cela implique. Après Perceval (1921), Mc Call (1934) a cependant confirmé que « La ressemblance marquée entre coléoptile et prophylle ne peut être fortuite ». Malheureusement, il n'en déduit pas que c'est l'indice d'une ramification, et il avoue ne pouvoir expliquer la succession scutellum/coléoptile.

Pour moi (1957), la préfeuille (coléoptile) est la preuve irréfutable : 1) du caractère subordonné du bourgeon ; 2) du caractère caulinaire du scutellum, auquel elle est adossée.

La préfeuille des Graminées est particulièrement significative. On la retrouve à tous les niveaux : sur le bourgeon axillaire de chacun des nœuds végétatifs de la plante adulte ; dans l'utricule des *Coix*, où l'anthécie ♀ est axillaire ; dans le système ramifié des épillets, où elle est la paléa de l'anthécie, la lemma en étant la bractée axillante (Jacques-Félix, 1962, *fig. 1*) ; dans les inflorescences cymoïdes d'*Andropogoneæ et de Maydeæ*, telles que je les ai décrites sur *Coix lacryma-jobi* L. (Jacques-Félix, 1961). Reeder (1953 ; 1956) a déjà dénoncé la prétendue spécificité du coléoptile. Ajoutons que, sur les préfeuilles suivantes, les cordons vasculaires sont en nombre impair, mais ils sont rejetés hors de la partie dorsale, et deux d'entre eux sont plus développés, ce qui indique bien qu'il y a coaptation entre la préfeuille et l'axe sur lequel elle est adossée (Jacques-Félix, 1962, *fig. 11*).

1. Les controverses sont fréquentes sur ce sujet, en raison de la contiguïté des bourgeons subapicaux et de l'apex chez de nombreuses Monocotylédones (cf. E. 2).

2. **Entrenœud d'empattement** (= **mésocotyle** = **pédicule**)

La nature exacte du coléoptile étant admise, il n'y a pas de problème du « mésocotyle » : cet entrenœud raccorde le nœud du protocorme, à celui de la préfeuille. Malgré sa banalité organographique, en raison de quelques particularités anatomiques et physiologiques, dont la mise au point a été faite par Tucker (1957), cette partie caulinaire a provoqué autant de vaines discussions que les autres parties du blastophyte (B. 6). On sait, d'après Prat (1932 : 179-181), que son allongement peut atteindre jusqu'à 20 cm chez *Coix*. Ce même auteur exprime la particularité physiologique induite par le coléoptile en disant que « Le nœud piléolaire, contrairement à tous les autres, est bipolaire : il est encadré de deux massifs méristématiques... » (1945 : 56). Ces questions ont fait l'objet de nombreuses études ; elles sont étrangères à notre sujet.

En conclusion, toutes ces appellations : mésocotyle, épicotyle, hypocotyle, sont dépourvues de signification et sont à proscrire. Cependant, il ne suffit pas de dire, comme le font de nombreux auteurs, qu'il s'agit du premier entrenœud de la tige ; il convient de préciser que c'est l'entrenœud d'empattement du blastophyte. Par ailleurs il est parfaitement homologue de tous ceux qui suivent (hypoprophylles de F. Bugnon, 1967) sur le chaume (Jacques-Félix, 1962, *fig. 8*).

3. **Genèse de la ramification**

La première ramification des Graminées, telle qu'elle est démontrée par l'organographie, est donc celle du protocorme. Pourquoi un fait aussi évident, commun à tous les embryons cœnogénétiques des Monocotylédones, n'est-il pas admis ? Depuis Hanstein (1870), les anatomistes sont perplexes en raison de ce que le coléoptile se différencie sur l'étage supérieur du scutellum, avant que n'apparaisse le point végétatif. Mais c'est précisément le mode de croissance le plus habituel chez les Monocotylédones, dont nous avons vu (D. 2) qu'il est caractérisé par des primordiums foliaires annulaires, et souvent proéminents. Quant à la surrection du soubassement cellulaire, porteur du coléoptile et du point végétatif, n'est-ce pas un fait banal d'allongement intercalaire ! Que l'on me pardonne cette lapalissade, mais l'organologie est l'étude des organes, basée sur leur développement. Comme le préconisait Turpin, il faut laisser « voir venir ». Il y a donc des déductions qui s'imposent : puisque le « mésocotyle » est un axe, avec sa préfeuille, il est nécessairement le rameau d'un axe préalable. Le scutellum est cet axe. Car ce n'est pas l'ontogenèse qui commet des erreurs ; ce sont les botanistes, pour justifier le cotylédon.

Depuis L. C. Richard, qui distinguait le blaste de l'embryon, plusieurs auteurs ont marqué de l'intérêt pour ce caractère temporaire du « corps primitif » (Vallade, 1969) de la plantule, mais ils n'en ont pas déduit qu'il s'agissait du protocorme, premier axe terminé. En réalité, ce mode de croissance, avec élimination des premiers éléments des sympodes, se poursuit chez les espèces rhizomateuses et autres, comme je l'avais déjà schématiquement figuré (1957*a*). On peut le qualifier d'unipolaire (J. 4).

4. **Radicule** (= **Coléorhize**)

Nous avons indiqué (E. 9) le sens qu'il fallait donner au terme de radicule. Cette définition a été facilitée par l'embryon graminéen. La conception, proposée indépendamment par Pachkov (1951), Jacques-Félix (1957), Guttenberg & Pankow (1957), selon laquelle la coléorhize des Graminées est exactement la radicule, de croissance limitée et remplacée par des racines adventives, est aujourd'hui largement adoptée. Ceci, tant à la suite de déductions morphologiques, que d'examens histologiques approfondis (Guignard, 1962, 1975 ; Negbi & Koller, 1963 ; Guignard & Mestre, 1970 ; Mlada, 1974 ; Philip & Haccius, 1976 ; etc.).

5. **Axilla** (= **fente cotylédonaire**) **et épiblaste**

Je ne me battrai pas pour l'épiblaste (cf. E. 5). Rudiment cotylédonaire, ou simple excroissance, l'épiblaste a été très diversement interprété (voir synopsis Jacques-Félix, 1958*b* ; Brown, 1960). Ajoutons quelques opinions plus récentes : deuxième feuille embryonnaire (Negbi & Koller, 1963) ; excroissance de la partie radiculaire (Brown, 1965 ; Mlada, 1974) ; deuxième axe avorté (Guignard, 1975*a*), etc.

Ce n'est pas son existence qui m'a guidé en 1957 dans la définition d'un bourgeon axillaire : c'est l'inverse. C'est la présence du bourgeon au niveau nodal du protocorme, qui m'a fait dire que s'il existait un cotylédon chez les Graminées, ce ne pouvait être que l'épiblaste. L'existence de cet organe semble en corrélation avec la position latérale de l'embryon. Plusieurs auteurs ont d'ailleurs souligné son rôle dans la rupture du tégument séminal, lors de la germination. Typiquement absent ou présent selon les groupes, c'est un bon caractère systématique que Kinges (1961) a bien étudié chez les *Eragrosteæ*.

L'axilla, dépression du protocorme où se situe le bourgeon, est évidente sur tous les embryons cœnogénétiques. Parfois complètement refermée, on est bien obligé d'y voir une adaptation aux germinations « à reculons » (E. 10) qui doivent s'effectuer par le passage étroit des opercules ou pores germinatifs, ménagés dans le tégument séminal coriace, ou le noyau scléreux, des diaspores de nombreuses espèces.

G. L'EMBRYON PALINGÉNÉTIQUE ORCHIDÉEN N'EST PAS RAMIFIÉ

Les embryons palingénétiques sont ceux d'espèces qui vivent plus ou moins exclusivement en symbiose, ou en parasite, selon le degré de leur inaptitude à assurer les fonctions chlorophyllienne et d'absorption des solutions minérales. Les graines elles-mêmes sont généralement peu ou non albuminées. Il est intéressant de remarquer que l'on ne connaît pas de parasites parmi les Monocotylédones, et que les mycotrophes sont également peu répandus : Triuridacées ; certaines Burmanniacées ; quelques Orchidacées. Par contre, la blastogenèse par symbiose mycorhizique est générale chez les Orchidacées, bien que leur germination *in vitro*, sur solutions nutritives adéquates (Mariat), permette de n'attribuer qu'un

strict rôle trophique à la mycorhize, et de mieux comprendre en quoi consiste l'hétérotrophie de l'embryon. Quant aux embryons palingénétiques et plantules de Dicotylédones, ce sont pour nous d'excellents arguments pour expliquer le protocorme des Monocotylédones.

a. *Embryons et plantules des Dicotylédones parasites obligatoires.*

L'embryon, plus ou moins rudimentaire, est préparé au mode d'établissement de la plantule. Celui des Cuscutes est réduit à une tigelle acotylée, sans radicule ; il ne peut survivre après émergence que par une contamination rapide de la plante-hôte (J. Tronchet, 1961). Celui des *Viscum* (hémiparasites) est cotylé, sans radicule : c'est l'hypocotyle (caulinaire) qui implante des suçoirs dans les tissus de l'hôte ; l'exploitation prolongée des réserves séminales est assurée par le sommet de l'hypocotyle, les cotylédons étant très réduits et accolés (A. Tronchet & Montaut, 1957 ; Sallé, 1975). L'embryon des Orobanches (holoparasites) est indifférencié et exige la stimulation d'un endophyte pour développer un appressorium plaqué sur l'hôte : les suçoirs sont caulinaires ; la hampe florale est un rameau de l'appressorium, car l'apex de l'embryon est avorté (Cézard, 1976).

D'autres exemples nous montreraient certains types végétatifs encore plus réduits. Ces modes de développement sont qualifiés d'unipolaires par Terekhin & Nikiticeva (1968), en raison de ce qu'ils sont « terminés », au moins à l'une de leurs extrémités.

b. *Procaulome des Dicotylédones saprophytes et parasites facultatifs.*

Les embryons, chez ces espèces inaptes à l'assimilation chlorophyllienne, sont dépourvus de cotylédons. Ils sont indifférenciés — quelques cellules seulement chez les Pyrolacées (Veillet-Bartoszewska, 1963) — et ne peuvent se développer qu'avec le concours d'une mycorhize. Les appareils végétatifs sont donc souvent réduits aux seuls organes d'absorption. Cependant, ils peuvent également produire des procaulomes (Velenowsky), sorte de rhizomes sur lesquels se forment les hampes florales, comme chez certaines Pyrolacées. Chez les *Thonningia*, ce procaulome se greffe et se tubérise sur les racines rencontrées au passage (Mangenot, 1947).

Nous avons ouvert cette parenthèse pour montrer que l'embryon, chez les Dicotylédones dégradées par le parasitisme, s'apparente au protocorme acotylé des Monocotylédones. Dans les deux cas ce sont exclusivement les axes caulinaires [1] qui assurent les fonctions hétérotrophiques aux dépens des hôtes ou des réserves séminales.

1. Blastogénie du protocorme orchidéen

C'est à l'œuvre de N. Bernard (1874-1911), tout entière élaborée de 1899 à 1909, que nous devons nos premières connaissances sur la biologie de la germination des *Orchidaceæ*. En ce qui concerne l'embryogénie et la blastogénie, nous nous appuierons sur les résultats obtenus et rassemblés par Veyret (1965) sur ces questions. Dans les conditions naturelles, la tubérisation mycorhizique est le préalable nécessaire à la blastogenèse germinative. Elle amène l'embryon à peu près au même stade que celui du type cœnogénétique avant organogenèse. Le protocorme manifeste sa reprise de croissance par une polarité cytographique prononcée, mais la suite de son développement est évidemment très différente ; il n'a besoin ni d'un allongement radiculaire pour assurer son extraction, ni d'un

1. Accordons les cas d'échanges racines/racines chez quelques parasites occasionnels, comme le sont certaines Scrophulariacées, par ex.

haustorium apical pour exploiter les réserves séminales. En conséquence, son apex, non dégradé par une fonction trophique, reprend sa croissance, donne une pousse végétative, d'abord avec des cataphylles, puis avec des feuilles progressivement normales. C'est alors que les racines adventives de l'axe feuillé se substituent aux poils absorbants du protocorme, et assurent l'autotrophie de la plante.

Contrairement à certains auteurs, Veyret (1965) pense que la pousse feuillée est normalement axiale, et non adventive, ce qui n'exclut pas la formation accidentelle de bourgeons surnuméraires, du moins dans les conditions expérimentales. De toute manière, ce ou ces bourgeons sont la preuve indiscutable de la nature caulinaire de l'étage distal de l'embryon.

2. Le protocorme orchidéen n'est jamais cotylé

En travaillant sur ma conception du protocorme en 1957, il m'arrivait de penser que la connaissance d'un embryon poursuivant sa croissance apicale, en démontrerait la nature caulinaire. Cela ne peut se produire chez les embryons cœnogénétiques, en raison de la déchéance haustoriale, mais nous venons de voir que l'apex de l'embryon orchidéen reprend son activité, sans être assimilé à ce fameux « cotylédon terminal » qui rejetterait le point végétatif sur le flanc.

Cependant, Veyret (1965) rapporte que certains embryons seraient cotylés, ce qu'elle exprime par la formule : « espèces cotylées : étage l = cotylédon ; espèces acotylées : étage l = point végétatif ». Il va de soi que, pour nous, le « cotylédon » invoqué est exactement la partie caulinaire de l'embryon. L'étage l des embryonomistes est déjà défini sur le proembryon ; il ne saurait changer de nature en cours de route. Chez les embryons cœnogénétiques, il est limité à son rôle haustorial et initie le bourgeon de substitution sur la zone nodale. Chez l'embryon orchidéen il est le premier entrenœud entre le protocorme tubérisé et la première feuille. Pour que l'embryon dit « cotylé » soit identique à celui du type général, il faudrait que l'apex soit systématiquement dégradé et remplacé par un bourgeon. Or, le développement de ce type d'embryon n'a pu être suivi par l'auteur : l'exemple du *Bletilla*, emprunté à Bernard, n'est pas significatif, ni davantage ceux d'embryons figurés avec un bourgeon latéral, manifestement adventif d'après le manque de préfeuille. En réalité, non seulement rien n'indique que l'apex des embryons dits « cotylés » est « terminé », mais il montre, au contraire, une certaine activité méristématique signalée par l'auteur.

Pour nous, de tels embryons sont l'ébauche de ces plantules dont Veyret nous entretient. En effet, plusieurs espèces ont pour caractère, ou sont capables sous certaines conditions, de produire des rhizomes tubérisés aphylles, qui s'allongent de plusieurs entrenœuds avant de différencier une pousse feuillée. La question de savoir si ces axes sont monopodiques ou sympodiques mérite d'être posée, elle n'est pas essentielle.

En conclusion, dans tous les cas, les embryons orchidéens sont la démonstration de la nature caulinaire de l'étage l des embryonomistes, c'est-à-dire de la non existence du « cotylédon terminal ».

H. EMBRYONS SOMATIQUES

Des embryoïdes sont obtenus de plus en plus couramment à partir de cultures de tissu. Leur morphogenèse, y compris chez les Monocotylédones : *Bromus* ; *Allium* ; *Asparagus* ; *Iris* ; *Elæis guineensis* Jacq. (Rabéchault & Martin, 1976), etc., est identique à celle des embryons issus du zygote.

I. MODÈLES ET GÉNÉRALISATION

Notre démonstration du protocorme ramifié peut se résumer d'après les deux modèles que fournissent les embryons orchidéen et graminéen. L'ontogenèse abrégée de l'embryon orchidéen en fait un modèle de simplicité. Le fait d'être séparé de la plante-mère dès l'état de proembryon, et d'être ainsi livré à l'autotrophie, même si c'est par mycotrophie interposée, a d'importantes conséquences sur la blastogenèse. L'afflux trophique se faisant par la région radiculaire, l'apex conserve sa faculté végétative. Ce proembryon est donc déjà un protocorme polarisé, dépourvu de cotylédon, susceptible d'auto-organisation, dont la croissance est monopodiale, comme chez l'embryon des Dicotylédones. En d'autres termes, c'est bien l'étage *l* qui est l'axe caulinaire, d'abord latent, puis actif.

Le proembryon des espèces cœnogénétiques étant identique, en tous points, à celui des *Orchidaceæ*, c'est également un cormus, dont l'étage *l* ne peut rien avoir de commun avec un cotylédon. D'où nous pouvons généraliser :

L'embryon de toutes les Monocotylédones est un protocorme, dont le sommet caulinaire ne peut être un cotylédon.

Les différences que manifestent ultérieurement les embryons cœnogénétiques dans la réalisation des blastophytes, sont exclusivement dues au mode de la nutrition intraséminale, et surtout à la préparation de la phase hétérotrophique de la germination. L'étage caulinaire du protocorme perd sa faculté méristématique, en raison de sa fonction haustoriale, mais il initie un bourgeon de remplacement, ainsi qu'il apparaît à l'embryon graminéen. En effet, le coléoptile, dont le caractère de préfeuille s'impose facilement, est l'indice irréfutable de la ramification. Rappelons que ce coléoptile a été longtemps considéré comme une ligule du « cotylédon ». En conséquence, l'organe homologue, qualifié de ligule ou d'ochréa chez les autres Monocotylédones, est également une préfeuille, et confirme que le point végétatif est un rameau. D'où nous pouvons généraliser :

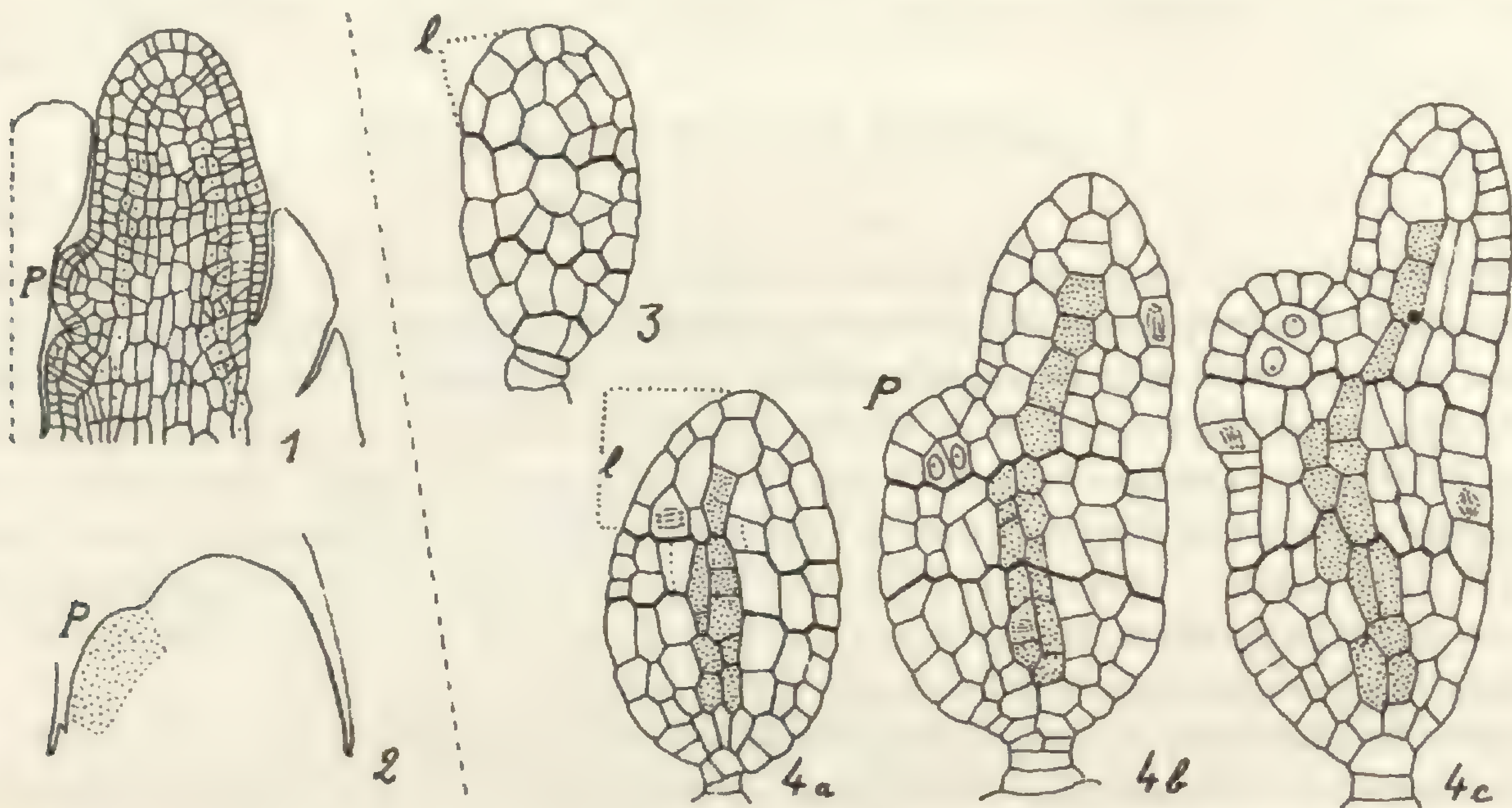
L'embryon cœnogénétique (blastophyte ou plantule) des Monocotylédones est un protocorme terminé à son apex, et ramifié sur le côté.

D'après plusieurs caractères de l'embryon graminéen, dont la formation simultanée de plusieurs racines séminales sur le nœud du protocorme, il est évident que la radicule ne peut être, ni toutes ces racines, ni une seule d'entre elles. En conséquence, c'est bien la

coléorhize qui est la radicule, ce qui correspond à la base radiculaire chez les autres Monocotylédones. D'où nous pouvons généraliser :

L'embryon de toutes les Monocotylédones est un protocorme radiculé.

Ces généralisations ne sont aucunement abusives. Dans ce problème, qui agite depuis si longtemps l'embryologie, il est légitime de ramener les cas les plus complexes à ceux qui sont plus simples, ou plus compréhensibles ; ce que l'ontogénie ne peut que confirmer.



Pousses végétatives et embryons de Monocotylédones : **1**, Apex de maïs (d'après *Sharman*, 1945, simplifié), le primordium (P) est très latéral ; **2**, Apex de *Luzula pedemontana* (d'après Catesson, 1965), le primordium (P) est subapical ; **3**, Embryon d'une Orchidée, *Platycoryne paludosa*, dont la croissance apicale (Veyret, 1965) apporte la preuve que l'étage *l* est caulinaire ; **4**, Embryon du *Najas lacerata* (d'après Swamy & Lakshmanan, 1962), dont le proembryon (4a), est identique à l'embryon palingénétique de l'Orchidée ; par suite de quel raisonnement peut-on dire que l'étage *l* est caulinaire dans le premier cas, et qu'il est cotylédonaire dans le second ? De toute évidence l'étage *l* du *Najas* n'est nullement un cotylédon. Le primordium (P) qui se développe (4b) sur la partie basse de cet étage caulinaire, n'est manifestement pas terminal ; il est même moins subapical que ne l'est celui de la pousse végétative de *Luzula*. Le trajet du faisceau procambial matérialise bien l'axe primaire du protocorme. Enfin, 4c est l'image exacte du blastophyte en voie d'être radiculé et ramifié.

N.B. : Les différences entre embryons cœnogénétiques et pousses végétatives consistent en ce que le primordium des premiers est directement celui d'un nouvel apex (bourgeon axillaire), alors que celui des secondes est d'abord foliaire (feuille axillante d'un futur bourgeon).

J. PLACE DES MONOCOTYLÉDONES PARMI LES CORMOPHYTES

1. Les conceptions embryologiques dans la définition et la phylogénie des Monocotylédones

L'embryologie est évidemment la première sollicitée des diverses disciplines qui, de la paléobotanique à la palynologie, interviennent dans les conceptions discordantes de

l'histoire des Monocotylédones. Malheureusement, elle n'a pas, jusqu'à présent, apporté la clarté désirable, en raison du dogme du cotylédon dont elle est encombrée.

a. Le concept du « cotylédon phyllopodial » suppose l'autonomie des Monocotylédones. Pour toute une série d'auteurs (D. 2), ce type de développement est « la clé de la compréhension de tous les embryons monocotylés » ; « la position du cotylédon est une caractéristique des Monocotylédones » ; etc. Lorsque Souèges est critiqué par Haccius (1952), il réagit vivement, tant en embryologiste qu'en généraliste : « Si, dit-il, le cotylédon était latéral, comme chez les Dicotylédones, ainsi disparaîtrait la différence fondamentale qui sépare les deux grandes classes d'Angiospermes » (1954). Il précise ailleurs, et en plusieurs occasions, que ce qui distingue les Mono- des Di-cotylédones « ce sont la nature axiale du cotylédon chez les premières et leur nature appendiculaire chez les secondes ». On ne peut être plus net. Selon cet auteur (1959), la séparation des deux classes se serait produite chez les Proangiospermes (Engler), à la suite d'une mutation, « simple accident », qui aurait provoqué la formation du point végétatif à l'apex de l'embryon, dans un cas, et latéralement, dans l'autre, avec toutes les conséquences que cela pouvait entraîner sur la structure et le mode de croissance.

b. Les auteurs, pour qui la monocotylie est un caractère original (D, 1er §), ne sont pas engagés dans le choix d'une filiation. Par contre, ceux dont la conviction est que les deux types d'embryons des Angiospermes sont évolutifs, partagent aisément l'idée d'un rapport direct entre les deux classes. Quelques phylogénétistes (J. 5) ont soutenu une filiation dans le sens monocotylie-dicotylie (Worsdell, 1916). Plus nombreux sont ceux qui invoquent une évolution de sens inverse (D. 3) à l'appui de leurs autres arguments. C'est Takhtajan (1966), par ex., dont l'opinion antérieure se trouve confortée par son ralliement à une conception évolutive de l'embryon. Pour Guignard & Mestre (1969*b*) « il n'y a pas de différence fondamentale entre les Mono- et Di-cotylédones quant à l'origine de leurs cotylédons et à leur valeur morphologique... « Il n'est pas indispensable d'envisager une séparation très ancienne des deux phylums... Une origine polyphylétique des Monocotylédones à partir d'un stock ancestral de Dicotylédones peut être plus valablement considérée ». La théorie unitaire de Guignard (1975*a*) confirme ce point de vue.

c. Après réexamen de l'ensemble des caractères de l'embryon, Mestre (1981) change complètement d'opinion, et conclut que « ... les Monocotylédones pourraient être considérées comme des Angiospermes primitives directement issues des Ptéridophytes ». Cette nouvelle conception est positive dans son principe, mais nous verrons plus loin (J. 2) que les arguments organographiques utilisés ne sont pas recevables.

Certains des anciens embryologistes, Celakowsky, Hofmeister, Coulter & Chamberlain, etc., ont également rapproché le type embryonnaire des Monocotylédones de celui des Ptéridophytes (*Ceratopteris*, *Isoetes*, etc.), voire même de celui des Bryophytes, mais en se basant principalement sur la discontinuité organographique entre l'axe primaire, qu'ils comparaient à un thalle, et le bourgeon actif.

d. Notre notion du protocorme, valable pour l'ensemble des Monocotylédones, permet de se libérer des théories cotylédonaires précédentes. Elle renforce l'idée d'une autonomie complète des Monocotylédones ; elle conduit nécessairement à en situer l'origine dans une souche ancestrale distincte (Jacques-Félix, 1958*b*).

2. Évolution biomorphologique de l'embryon, des Ptéridophytes aux Angiospermes

D'après ce que nous savons des embryons et plantules, y compris ceux et celles de certaines Dicotylédones (G. a & b), les feuilles sont essentiellement des organes d'assimilation chlorophyllienne, alors que les fonctions haustoriales exclusives, tant aux dépens des réserves séminales que des plantes-hôtes, sont dévolues aux axes caulinaires.

L'évolution de ces caractères, au travers des Ptéridophytes et des Angiospermes, et dans chacun de ces groupes respectivement, montre que l'acquisition précoce de premières feuilles, ou de cotylédons assimilateurs, progresse des Ptéridophytes aux Dicotylédones, où elle atteint son maximum chez les espèces à paracotylédons. En d'autres termes, l'évolution conduit à un racourcissement de la phase hétérotrophe du blastophyte, grâce à une nutrition de plus en plus directe de l'embryon par la plante-mère. Ceci, d'abord par le passage fondamental de l'embryon prothallien à l'embryon séminal ; puis, par la poursuite inégale de cette évolution chez les Angiospermes. A cet égard, il est bien évident que l'embryon acotylé des Monocotylédones, tout en montrant lui-même une gamme évolutive étendue (Boyd, 1931), est plus primitif, par sa structure et sa fonction, que celui des Dicotylédones, ce que nous avons vérifié par les germinations (E. 10). Si, indépendamment des caractères strictement embryogéniques, nous le comparons maintenant à celui des Ptéridophytes, nous sommes amenés à trouver quelques traits communs. Tout d'abord, nous constatons que les ptéridologues sont confrontés à de mêmes problèmes de blastogénie : les uns maintiennent que la croissance est phyllopodiale, les autres constatent la préséance d'un axe, ce qui est plus généralement admis (Guervin & Le Coq, 1972). Puis, si nous essayons de comprendre la blastogénie de telle espèce, du *Gymnogramme sulphurea* L., par ex., d'après celle du protocorme ramifié des Monocotylédones, nous postulons que l'haustorium, fâcheusement qualifié de « pied », serait l'étage distal du protocorme. Celui-ci aurait donc une polarité endoscopique, c'est-à-dire inverse de celle qui est normalement attribuée aux Leptosporangiées. Ce serait la croissance de la partie proximale qui pousserait « à reculons » (E. 10), hors du prothalle, le blaste lui-même, polarisé par son point végétatif et sa première racine adventive. Hanstein, réfuté par Vladesco (1935), avait déjà homologué le « pied » à l'axe primaire. Plus récemment, des ptéridologues ont relaté la discontinuité de la vascularisation chez la plantule d'*Equisetum* (Laroche, 1965) ; ou de *Gymnogramme* (Guervin & Le Coq, 1972) ; ces derniers ont même comparé l'élément vascularisé primaire à l'axe hypocotylé des Spermatophytes. Je pense que ces remarques sont favorables à mon interprétation, car la discontinuité signalée par ces auteurs, peut être considérée comme une ébauche de la ramification des embryons cœnogénétiques chez les Monocotylédones.

On me dira que ces homologies ne sont en réalité que de simples convergences morphologiques, sans signification organographique. Cependant, selon le principe de l'embryologie comparée, si des rapports existent entre Monocotylédones et Ptéridophytes, c'est nécessairement sur leurs embryons qu'ils peuvent être décelés. L'objectif est donc d'élucider le passage de l'embryogénie à l'organogénie, en se basant sur le concept du protocorme ramifié, plutôt que de s'attarder à des histoires de « terminalité » ou de « latéralité » du « cotylédon ».

Les remarques très récentes [1] faites par Mestre (1981) sur les caractères embryogé-

1. Je n'ai pu consulter cette étude qu'au moment de remettre mon manuscrit à l'impression.

niques des Ptéridophytes et des Monocotylédones vont dans ce sens. Malheureusement, en accablant l'embryon graminéen d'organes inexistants, Mestre persiste dans une conception (B. 5) contraire à ce principe de l'ontogénie, selon lequel ce sont précisément les structures élémentaires de l'embryon qui permettent les brillants résultats obtenus en embryologie comparée. Je ne pense donc pas que les rapports entre l'embryon des Fougères et le protocorme ramifié des Monocotylédones, puissent se situer à ce niveau des homologies factices.

3. **Réfutation des arguments invoqués pour une filiation Di-/Mono-cotylédones**

Les systématiciens qui estiment que cette filiation est la plus plausible, se plaisent à souligner le manque d'originalité des Monocotylédones. Emberger (1960), par ex., énumère quatorze caractères communs aux deux classes ; de plus, il distingue trois phylums de Monocotylédones, dont l'un inclut les Pipérales. Pour Kudryashov (1965), les Monocotylédones n'ont que des caractères secondaires, et sont issues de différents groupes de Dicotylédones. Mais que valent certaines de ces appréciations alors que celle concernant l'embryon est manifestement erronée ! Ces conceptions accréditent l'idée que le passage d'une classe à l'autre (à l'échelle phylogénétique toutefois) se ferait au gré de la perte d'un cotylédon, ce qui est faire totalement abstraction des autres caractères, ceux des organes végétatifs n'étant pas les moins importants. S'il en était comme le disent ces auteurs, nous aurions des Monocotylédones, çà et là, parmi les Dicotylédones, comme nous avons des apétales. Selon cette optique, certains des caractères en cause, ceux de l'embryon par exemple, seraient surévolués, au sens de Gaussen, ce qui semble peu probable. Pour preuve de leur évolution, Emberger (1960) souligne que les caractères archaïques, décelés chez certaines Dicotylédones, n'apparaissent jamais chez les Monocotylédones. Comment celles-ci pourraient-elles présenter les archaïsmes d'un phylum auquel elles n'appartiennent pas ? L'apocarpie est évidemment le point fort qui justifierait l'origine commune des deux classes. D'une part, ce caractère primitif peut fort bien être partagé par des groupes parallèles, sans impliquer une filiation. D'autre part, Li Thy Ba (1981) a montré que l'opinion classique d'une liaison Ranales/Hélobiales est infirmée par l'embryogénie. La néoténie a été également citée comme étant l'une des causes de la secondarisation des Monocotylédones (Takhtajan, 1966). Cela me paraît peu probable et superflu. Chouard (1952) a déjà fait allusion à ce facteur comme étant susceptible de produire expérimentalement de nouveaux taxons. Effectivement, il y a des espèces néoténiques chez les Monocotylédones (Tomlinson, 1979), comme il y en a chez les Dicotylédones, mais ce processus ne peut être à l'origine de toute une classe d'Angiospermes.

4. **Autonomie et archaïsme des Monocotylédones**

De nombreux auteurs, de disciplines diverses, ne partagent pas les opinions précédentes. Indépendamment de ceux qui ont rapproché les Monocotylédones des Ptéridophytes, d'après les caractères de l'embryon, d'autres, Lindiger (1910) cité par Chauveaud (1923), Campbell (1928), etc., ont également suggéré cette même origine. Parmi les paléobota-

nistes, Boureau (1954), par ex., a estimé que les documents fossiles de Monocotylédones remontent plus haut dans le passé qu'il n'est admis habituellement, et se rattacheraient significativement aux Ptéridophytes. Corner (1964), s'appuyant sur des considérations générales, est persuadé que les Monocotylédones sont apparues avant les Dicotylédones. Tomlinson (1970), en se consacrant principalement à leur étude, entend réagir contre l'attitude qui consiste à traiter les Monocotylédones en « parents pauvres » des Angiospermes, et à sous-estimer les caractères qui en font l'unité. Il me paraît également opportun d'insister sur leurs caractères structuraux et biomorphologiques, qui permettent de mieux les situer parmi les Cormophytes.

Bien que nous ayons eu à réaffirmer la préséance de l'apex dans le processus de la croissance (D. 2), ce n'est cependant pas par hasard si, phyllopode, phyllorhize, unité de croissance, etc., ont été conçus d'après le modèle des Monocotylédones et des Ptéridophytes (chez les Psilophytales, la primauté caulinaire est, cependant, plus clairement affirmée, A. Tronchet, 1954). La participation des feuilles à l'édification et à l'épaississement des axes, à défaut de croissance secondaire, est une caractéristique importante de ces deux groupes, à laquelle de nombreux travaux ont été consacrés. C'est ce manque de netteté dans la distinction histologique de la tige et des bases foliaires qui fait dire à certains auteurs que ces plantes n'ont pas de vraies feuilles. Cela se traduit encore plus simplement : par les caractères foliaires classiques (gaine, nervation) ; par le fait que les feuilles ne sont jamais nettement caduques mais marcescentes, etc.

Le caractère adventif de l'appareil racinaire commence dès l'embryon. A ce propos, nous avons déjà suggéré (1958*b*) qu'il s'agissait d'un caractère archaïque, et non d'une dégradation évolutive de la radicule, comme le pensait Pachkov (1951). Bien au contraire, c'est la radicule qui s'est affirmée au cours de l'évolution chez les autres Spermatophytes. Ainsi, l'appareil racinaire des Monocotylédones se rapproche surtout de celui des Ptéridophytes, d'autant que, dans les deux cas, la mycotrophie (condition primitive, dont les plantes tendent à s'affranchir au cours de l'évolution, Boullard, 1958) y est plus fréquente que chez les Dicotylédones.

Ces deux caractères fondamentaux : croissance cambiale nulle ou médiocre ; système racinaire adventif, déterminent les types biomorphologiques et en limitent les possibilités. Certes, il ne manque pas de Dicotylédones traçantes, mais c'est presque le cas général chez les Monocotylédones, où les arbres à pivot racinaire sont inexistants, les espèces dendroïdes rares. Plus généralement ce sont des herbes aux axes débiles (stolonifères et rhizomateuses) ; ou aux axes réduits à l'extrême (bulbeuses). Chez ces formes de végétation, que l'on peut qualifier d'unipolaires, l'individu disparaît au profit de la colonie diffuse et migratrice, avec dépérissement des parties anciennes, caractère sur lequel Chauveaud (1923) avait déjà attiré l'attention. En conséquence, ce sont les Monocotylédones qui, partout, fournissent les effectifs des géophytes et hémicryptophytes, sans être aucunement des formes secondairement adaptées.

Nous avons rappelé ces simples faits pour bien marquer qu'il n'est pas si facile de passer d'une structure de Dicotylédone à celle de Monocotylédone, comme certains auteurs le donnent à croire. Que les Monocotylédones aient reçu quelques familles litigieuses, c'est possible ; qu'elles soient mono- ou poly-phylétiques, cela ne me préoccupe pas. Je pense seulement que, par l'ensemble de leurs caractères, ce n'est pas possible de les assimiler à quelques essais malheureux de l'évolution des Dicotylédones.

5. Âge des Monocotylédones

La phylogénie donne lieu déjà à bien des hypothèses faciles. Cependant, le renouvellement des perspectives qu'introduit l'exacte connaissance de l'embryon, m'autorise à quelques réflexions sur les deux aspects, phylogénétique et chronologique, du problème, tels qu'ils se trouvent réunis dans cette phrase de Corner (1964) : « ... Ainsi, les forêts tropicales de fougères arborescentes, de Ptéridospermes et de Cycadales, semblent avoir laissé la place à des forêts de palmiers, avant que ne soient établies les forêts de Dicotylédones à larges feuilles ».

Les caractères de l'embryon — c'est toute notre démonstration — excluent un phylum Di-/Mono-cotylédones. Peut-on supposer une évolution de sens inverse, selon laquelle il suffirait de savoir comment s'est faite la transformation de l'embryon monocotylé en embryon dicotylé (Worsdell, 1916 ; Corner, 1964) ; ou comment l'embryon dicotylé est né de l'embryon acotylé (Jacques-Félix, 1958*b*) ? Je pense aujourd'hui qu'une telle idée est incorrecte, et qu'il est préférable de rechercher des origines distinctes aux deux classes que l'angiospermie a rapprochées. Se pose alors la deuxième question : quand ? ; non dans l'absolu, ce à quoi nous ne saurions répondre, mais relativement aux deux classes concernées. Malgré les quelques découvertes qui pourraient atténuer les conclusions de la paléobotanique, il faut probablement accepter pour vrai l'antériorité des Dicotylédones. C'est-à-dire que, dans la proposition de Corner, l'idée que les Monocotylédones descendent directement des paléocormophytes, et qu'elles les remplacent dans les paysages végétaux, serait exacte ; par contre, l'idée qu'elles ont précédé les Dicotylédones, ne le serait pas. Ce n'est pas un problème... toutes nos reconstitutions phylogénétiques font état de tels phylums dont l'évolution s'attarde. Dans le cas présent, les Monocotylédones, bien qu'ayant conservé certains des caractères végétatifs archaïques des Ptéridophytes, en seraient un rameau jeune (relativement aux Dicotylédones), mieux armé pour résister aux feuillus des biocénoses actuelles, selon le tableau que nous en donne Corner à propos des forêts tropicales.

K. CONCLUSIONS

> « Ainsi donc, le « cotylédon », d'un certain nombre de Monocotylédones tout au moins, ne paraît pas être autre chose qu'une tigelle à accroissement terminal promptement interrompu, et à cette tigelle correspondrait une radicule à avortement généralement rapide que remplaceraient bientôt des racines adventives, tout comme un bourgeon adventif remplacerait sur la tigelle la gemmule terminale qui lui fait défaut ».
>
> Baillon, Dict. Bot. 3 : art. Reproduction, p. 714 (1891).

Eh oui ! c'est lorsque le texte de cette note était déjà en place, que j'ai découvert Baillon. Alors qu'il ne dit rien aux articles relatifs à cette question, c'est dans celui, remarquable, de la « Reproduction » qu'il développe son idée. Nous courons les Bibliothèques à la recherche de tous articles d'embryologie, alors que Baillon a déjà dit ce que nous cherchions, là, dans ce gros ouvrage à portée de notre main.

Partant de l'embryon de l'*Alisma plantago* pour mettre en doute la conception d'une

gemmule latérale et d'un cotylédon terminal, il poursuit sa démonstration par les embryons du *Lemna*, des Orchidées, etc., pour parvenir à sa conclusion, également valable pour la radicule.

Il ajoute encore : « Chez ces plantes (les Graminées) le scutelle ne serait plus alors qu'une tigelle à prompt arrêt terminal, un axe dont la *vraie* radicule avorterait également de très bonne heure, comme chez les *Lemna.* La « gemmule » deviendrait un simple bourgeon latéral issu de la tigelle, bourgeon qui, comme tous ceux de la plante adulte, débuterait par une préfeuille binerviée, la *piléole* ».

Il est bien fâcheux que cette conception fondamentale de Baillon ait été si totalement ignorée, ou celée, tant par les chercheurs que par les auteurs d'ouvrages didactiques. En ce qui me concerne, si je regrette d'avoir dû trouver moi-même (1957) cette juste interprétation de l'embryon, que je recherchais pour mon travail sur les Graminées (1962), je suis plutôt satisfait de me retrouver en aussi bonne compagnie.

Le renfort que m'apporte Baillon me dispense d'une longue conclusion. Les péripéties que connaît l'ontogénie des Monocotylédones n'ont probablement pas d'équivalent dans l'histoire de l'embryologie. Alors que les recherches embryogéniques ne prêtent guère à discussion, le passage à l'organogénie donne lieu à des interprétations divergentes sur la définition des structures observées. Cette situation, un peu extraordinaire après plus d'un siècle d'anatomie, tient à ce que les écoles qui s'opposent sur ce sujet sont également dans l'erreur, et faussent toute tentative d'embryologie comparée.

Dans cette note, je me suis efforcé, d'abord de dénoncer les idées préconçues qui altèrent le jugement des observateurs ; puis, de montrer que la structure réelle de l'embryon cœnogénétique est celle d'un axe primaire (protocorme) ramifié. Cette structure est confirmée, *a contrario*, par l'embryon orchidéen. A ce propos, il est intéressant de remarquer que ce dernier type d'embryon intervient dans la compréhension de l'ontogénie des Monocotylédones de cette même façon que les larves palingénétiques ont permis d'élucider certains problèmes d'embryologie animale. En rapprochant directement l'embryon cœnogénétique de l'embryon prothallien, cela laisse entendre que le caractère rudimentaire de celui des Orchidées n'est pas primitif mais évolutif. La présente conception, élaborée par nous dès 1957, suggérée antérieurement par Baillon dans un article ignoré des intéressés, est la seule qui permette de sortir l'embryologie des Monocotylédones de sa crise.

BIBLIOGRAPHIE

Les références antérieures à 1962, et figurant dans le travail de Guignard (1962), ne sont pas répétées ici.

Arstchwager, E. & Mc Guire, R. C., 1949. — Cytology of Reproduction in Sorghum vulgare. *Journ. Agr. Res.* 78 : 659-673.

Baillon, H., 1891. — *Dictionnaire des Plantes* 3, Paris.

Batygina, T. B., 1969. — On the possibility of a new type of embryogenesis in Angiospermæ. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 32 : 335-341.

Birch, W. R., 1963. — Epiblast in gramineæ. *Nature* 198 (4877) : 304.

Boullard, B., 1958. — *La mycotrophie chez les Ptéridophytes. Sa fréquence, ses caractères, sa signification.* Thèse, Bordeaux.

Boureau, E., 1954. — Sur les structures affines ou convergentes du Palmoidopteris lapparenti Boureau (Albien) et les Monocotylédones actuelles. *VIII[e] Congrès inter. Bot. Paris*, sect. 5 : 191-193.

Brown, W. V., 1960. — The morphology of the grass embryo. *Phytomorph.* 10 : 215-223.

Brown, W. V., 1965. — The grass-embryo — A rebuttal. *Phytomorph.* 15 : 274-284.

Bruneaud, A. & Turlier, M.-F., 1971. — Structures monopodiale et sympodiale : étude de quelques exemples d'interprétation controversée. *Bull. Soc. bot. Fr.* 118 : 543-560.

Bugnon, F., 1967. — Comparaison des manifestations morphologiques de la polarité primaire dans les bourgeons axillaires, dérivés de la condition axillaire et adventifs. *Bull. Soc. bot. Fr.* 114 : 21-32.

Bugnon, F., 1978. — La feuille des Graminées : données nouvelles sur son organogenèse. *Bull. Soc. bot. Fr.* 125 : 153-165.

Campbell, D. H., 1928. — The phylogeny of the Angiosperms. *Bull. Torrey Bot. Club* 55 : 479-497.

Catesson, A. M., 1953. — Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif d'une Monocotylédone : Luzula pedemontana Boiss. & Reut. (Jonc.). *Ann. Sc. nat., Bot.* 14 : 253-291.

Cézard, R., 1976. — Orobanchacées : VI. Germination et premiers stades de croissances d'Orobanche picridis Schultz. *Bull. Acad. Sc. Lorr.* 15 : 45-69.

Chauveaud, G., 1923. — Dans le monde des plantes vasculaires, le type unicotylé serait en voie d'acquérir la prépondérance. *Rev. gén. Bot.* 35 : 440-454.

Chouard, P., 1931. — Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, ser. 10, 13 : 131-323.

Chouard, P., 1952. — Morphogenèse, Tératogenèse et Évolution. La leçon de quelques exemples. *Année biol.* 28 (7-8) : 243-270.

Corner, E. J. H., 1964. — La théorie du Durian, ou l'origine de l'arbre moderne. Adaptation par N. & F. Hallé (2[e] partie). *Adansonia*, ser. 2, 4 : 156-184.

Emberger, L., 1960. — *In* Chadefaud & Emberger : Traité de Botanique. II. *Les végétaux vasculaires*, Paris.

Favarger, C., 1954. — Sur une fonction curieuse de l'albumen pendant la germination. *Bull. Soc. bot. Suisse* 64 : 83-93.

Favarger, C., 1957. — Sur deux critères nouveaux utilisables dans la taxinomie des Saxifragacées. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 18 : 125-137.

Fleischer, E., 1874. — Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. *Flora* 57 : 369 ; 385 ; 401 ; 417 ; 433.

Foard, D. E. & Arber, A. H., 1962. — Use of growth characteristics in studies between epiblast and coleorhiza. *Amer. J. Bot.* 49 : 520-523.

Gatin, C.-L., 1908. — Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacées et des Musacées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, ser. 9, 8 : 113-146.

Gautheret, R. J., 1945. — Recherches sur la polarité des tissus végétaux. *Rev. Cytol. Cytophysio. vég.* 7 : 45-215.

Goursat, M.-J. & Guignard, J.-L., 1970. — De la présence d'hydathodes dans le coléoptile d'Hordeum vulgare L. *Bull. Soc. bot. Fr.* 117 : 243-246.

Guédès, M., 1968. — Sur l'interprétation du coléoptile des Graminées. *C. r. Acad. Sc.* 267 : 306-308.

Guervin, C. & Le Coq, C., 1972. — La tige et l'organisation post-embryonnaire du Gymnogramme sulphurea Desv. I. Données anatomiques. *Bull. Soc. bot. Fr.* 119 : 383-398.

Guignard, J.-L., 1962. — Recherches sur l'embryogénie des Graminées ; rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. *Ann. Sci. nat., Bot.*, ser. 12, 2 : 491-610 (Thèse 1961).

GUIGNARD, J.-L., 1975*a*. — Du cotylédon des Monocotylédones. *Phytomorph.* 25 : 193-200.

GUIGNARD, J.-L., 1975*b*. — Embryogénie et classification embryogénique. *Bull. Soc. bot. Fr.* 122 : 281-294.

GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1969*a*. — Embryogénie des Amaryllidacées. L'origine du cotylédon chez l'Agapanthus umbellatus L'Hér. *C. r. Acad. Sc.* 268 : 3068-3070.

GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1969*b*. — L'origine du cotylédon et du cône végétatif de la tige chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. bot. Fr.* 116 : 207-214.

GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1970. — L'embryon des Graminées. *Phytomorph.* 20 : 190-197.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and forests ; an architectural analysis*, 441 p., Berlin.

HACCIUS, B. & LAKSHMANAN, K. K., 1966. — Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledo und Sprobscheitel bei Pistia stratiotes und Lemna gibba ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminalen Blattorgane. *Beitr. Biol. Pfl.* 42 : 425-443.

HACCIUS, B. & PHILIP, V. J., 1979. — Embryo Development in Cocos nucifera L. : A Critical Contribution to a General Understanding of Palm Embryogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 132 : 91-106.

JACQUES-FÉLIX, H., 1957 & 1958*a*. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule. *C. r. Acad. Sc.* 245 : 1260-1263. — La nature adventive des racines séminales. *C. r. Acad. Sc.* 245 : 2085-2088. — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons. *C. r. Acad. Sc.* 246 : 150-153.

JACQUES-FÉLIX, H., 1958*b*. — Évolution des idées sur l'embryon des Gramineæ. *83e Congrès des Sociétés savantes*, Poitiers, 1958 : 323-337.

JACQUES-FÉLIX, H., 1961. — Observations sur la variabilité morphologique de Coix lacryma-jobi, *J. Agric. trop. Bot. appl.* 8 : 44-56.

JACQUES-FÉLIX, H., 1962. — *Les Graminées d'Afrique tropicale*, 345 p., Paris.

JUGUET, M., 1971. — *Embryogénie des Cypéracées et des familles voisines. Application à la connaissance de l'embryon des Monocotylédones et à la systématique.* Thèse, Amiens, 300 p. miméograph.

JUGUET, M., 1973. — Expression précoce de la monocotylédonie et mise en place du cotylédon et du point végétatif de la tige chez quelques Monocotylédones, avec quelques remarques sur les types de symétrie des embryons de Monocotylédones et de Dicotylédones. *Mém. Soc. bot. Fr.* : 337-354.

KINGES, H., 1961. — Merkmale des Gramineenembryos. Ein Beitrag zur Systematik der Gräser. *Bot. Jahrb.* 81 : 50-93.

KUDRYASHOV, J., 1964. — L'origine de la monocotylie, d'après l'exemple des Helobieæ (en russe). *Bot. Zh.* 49 : 473-486.

LAROCHE, J., 1965. — Deux systèmes vasculaires, correspondant à deux stades de l'évolution, se succèdent dans la première pousse transitoire d'Equisetum arvense L. *C. r. Acad. Sc.* 261 : 1891-1894.

LEBÈGUE, A., 1966. — Nouveaux aspects d'une classification embryologique. *Bull. Soc. bot. Fr.* 113 : 129-133.

LEVACHER, P., 1970. — La croissance sympodique du Perce-neige (Galanthus nivalis L.), et la position superposée de la préfeuille du bourgeon de remplacement. *C. r. Acad. Sc.* 271 : 1079-1082.

LONGEVIALLE, M., 1973. — Compléments d'informations apportés par l'étude des surfaces en embryogénie. Application à l'étude du développement embryonnaire chez Asparagus officinalis L. *Mém. Soc. bot. Fr* : 367-382.

Ly Thi Ba, 1981. — Recherches sur la phylogénie des Ranales et des Hélobiales. *Rev. Gén. Bot.* 88 : 43-82 ; 105-197 ; 201-252 ; 347-373 (Thèse 1980).

Ly Thi Ba, Cavé, G., Henry, M. & Guignard, J.-L., 1978. – Embryogénie des Potamogétonacées. Étude en microscopie à balayage de l'origine du cotylédon chez Potamogeton lucens L. *C. r. Acad. Sc.* 286 : 1351-1353 + 2 pl.

Mangenot, G., 1947. — Recherche sur l'organisation d'une Balanophoracée : Thonningia sanguinea Vahl. *Rev. Gén. Bot.* 54 : 326-335.

Martin, A. C., 1946. — The comparative Internal Morphology of Seeds. *Amer. Midl. Natur.* 36 (3) : 513-660.

Mestre, J.-C., 1967. — La signification phylogénétique de l'embryogénie. *Rev. Gén. Bot.* 74 : 273-324.

Mestre, J.-C., 1981. — Embryogénie et phylogénie des végétaux supérieurs. *Ann. Biol.*, 4e sér., 20 (1) : 61-86.

Mestre, J.-C. & Guignard, J.-L., 1973. — La polarité du zygote et la symétrisation du proembryon chez les Angiospermes. *Mém. Soc. Bot. Fr.* : 127-136.

Mladà, J., 1974. — The histological structure of the grass embryos and its significance for the taxonomy of the family Poaceæ. *Acta Universit. Carol.*, *Biologica* 1974 : 51-156, Prague.

Negbi, M. & Koller, D., 1963. — Homologies in the grass embryo — A Re-evaluation. *Phytomorph.* 12 : 289-296.

Neville, P., 1973. — *Mém. Soc. bot. Fr.* : 365.

Norstog, K. J., 1969. — Morphology of coleoptile and scutellum in relation to tissue culture responses. *Phytomorph.* 19 : 235-241.

Nougarède, A., 1965. — Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. *In Trav. Biol. végét.*, dédiés Prof. Plantefol, Paris : 171-340, 22 pl. h.t.

Philip, V. J. & Haccius, B., 1976. — Embryogenesis in Bambusa arundinacea Willd. and structure of the mature embryo. *Beitr. Biol. Pfl.* 52- 83 : 100.

Plantefol, L., 1976. — Sur l'emploi scientifique correct du mot : plantule. *C. r. Acad. Sc.*, D, 282, Vie académique : 23-28.

Prat, H., 1945. — Les gradients histo-physiologiques et l'organogenèse végétale. *Contr. Inst. bot. Univers. Montréal* 58 : 1-151.

Rabéchault, H. & Martin, J.-P., 1976. — Multiplication végétative du Palmier à huile (Elæis guineensis Jacq.) à l'aide de cultures de tissus foliaires. *C. r. Acad. Sc.* 283 : 1735-1737 + 1 pl.

Sallé, G., 1975. — Étude cytologique, cytochimique et histoautoradiographique du Viscum album L. (Loranthacées). I. La graine, sa germination et les modalités de la fixation sur l'hôte. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 38 : 1-110.

Sharman, B. C., 1947. — The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Gramineæ. *New Phytol.* 46 (1) : 19-34 + 4 pl.

Smirnova, E. S., 1964. — Types morphologiques de graines de plantes (Types monocotylédones). *Bull. Jard. Bot. princip.* 55 : 71-81 (en russe).

Solntzeva & Yakovlev, M. S., 1964. — Conditions determining the development of monocotyledony in the early embryogenesis of feather-grasses (Stipas spp.). *Bot. Zh.* 49 : 625-633.

Souèges, R., 1954. — *La vie végétale. La cinématique de la vie*, Paris, 252 p.

Souèges, R., 1959. — Embryogénie des Hydrocharitacées. Développement de l'embryon chez l'Hydrocharis morsus-ranæ L. *C. r. Acad. Sc.* 248 : 45-49.

Souèges, R., 1961. — Embryogénie et Classification. Notions préliminaires fondamentales. Concepts nouveaux apportés par l'embryogénie. *C. r. Acad. Sc.* 252 : 3906-3911.

Swamy, B. G. L., 1963. — The origin of cotyledon and epicotyl in Ottelia alismoides. *Beitr. Biol. Pfl.* 39 : 1-16.

Swamy, B. G. L. & Lakshmanan, K. K., 1962*a*. — Contributions to the embryology of the Najadaceæ. *J. Indian bot. Soc.* 41 : 247-267.

Swamy, B. G. L. & Lakshmanan, K. K., 1962*b*. — The origin of epicotylary meristem and cotyledon in Halophila ovata. *Ann. Bot.* 26 : 243-249.

Takhtajan, A. L., 1966. — *The taxonomy and phylogeny of the flowering plants*, Moscou.

Tateoka, T., 1969. — Note on some grasses. 20. Systematic significance of the vascular bundle system in the mesocotyl. *Bot. Mag. Tokyo* 82 : 387-391.

Terekhin, E. S. & Nikiticeva, Z. I., 1968. — Developpement postséminal des Angiospermes parasitaires. I, Métamorphose. *Bot. Zh.* 53 : 39-57 (en russe, résumé anglais).

Tomlinson, P. B., 1970. — Monocotyledons — towards an understanding of their morphology and anatomy. *Adv. Bot. Research* 3 : 207-309.

Tomlinson, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. bot. Fr.* 126, Actual. bot. (3) : 227-232.

Tronchet, A., 1954. — Remarques sur la primauté originelle attribuée à la tige. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, ser. 2, Bot. 1 : 3-10.

Tronchet, A. & Montaut, M.-Th., 1957. — Sur la structure de la plantule du Gui et la nature du suçoir primaire. *Bull. Soc. Hist. nat. Doubs* 61 : 87-95.

Tronchet, J., 1961. — Contribution à l'étude de la croissance et des mouvements de la plantule de Cuscuta gronovii Willd. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, ser. 2., Bot., 16 : 1-206.

Vallade, J., 1969. — Organogénèse embryonnaire chez Elæis guineensis Jacq. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 32 : 343-352.

Veillet-Bartoszewska, M., 1963. — *Recherches embryogéniques sur les Ericales. Comparaison avec les Primulales*, Thèse, Paris, 98 p.

Veyret, Y., 1965. — *Embryogénie comparée et Blastogénie chez les Orchidaceæ-Monandræ.* Mém. O.R.S.T.O.M., 106 p., Thèse, Paris.

Vladesco, A., 1935. — Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogénie et l'organogénie des Fougères leptosporangiées. *Rev. Gén. Bot.* 47 : 422 ; 513 ; 564 ; 684 ; 741.

Vogel, E. F., de, 1979. — Morphological types in Dicot seedlings, with reference to their origin. *Bull. Soc. bot. Fr.* 126, Actual. bot. (3) : 173-182.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 1-2 : 41-42.

Un *Commicarpus* (*Nyctaginaceæ*) nouveau du Tchad méridional

J.-P. Lebrun & R. D. Meikle

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Commicarpus* du Tchad.

Summary : Description of a new species of *Commicarpus* from Tchad.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort Cedex, France.
R. D. Meikle, Royal Botanic Gardens Kew, Richmond, Surrey TW9 3 AE, Great Britain.

Les abondantes récoltes botaniques effectuées au Tchad méridional, essentiellement par les agrostologues de l'I.E.M.V.T., ont non seulement permis de publier un catalogue des plantes de cette région et ses deux suppléments, mais aussi de faire connaître quelques taxons nouveaux pour la science, tels : *Aponogeton fotianus* J. Raynal, *Ctenium newtonii* Hack. var. *annuum* Lebrun, *Scleria glabra* Böck. var. *pallidior* J. Raynal, *Pycreus pagotii* J. Raynal.

Aujourd'hui c'est une curieuse espèce appartenant au genre *Commicarpus*, récemment révisé par Meikle, que nous décrivons ci-dessous.

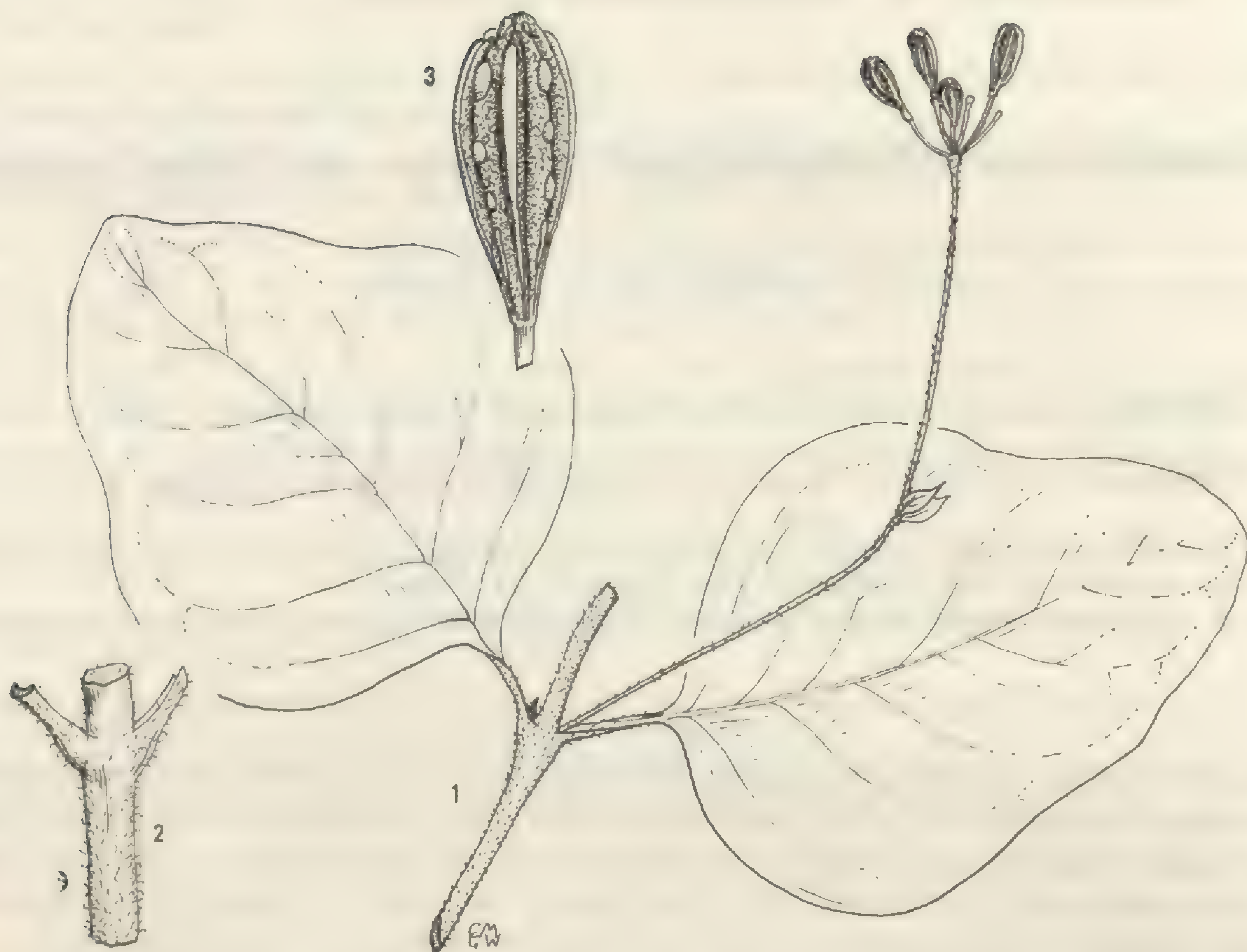
Commicarpus raynalii Lebrun & Meikle, *sp. nov.*

C. plumbagineo (Cav.) Standl. *forsan affinis sed fructibus magnis, valde 10-sulcatis, porcis alternatim glandulis linearibus et pulviniformibus inconspicue ornatis, facile distinguenda.*

Suffrutex vagans, in sicco vix nigrescens ; caules validi, ramosi, sub-glabri vel sparse et irregulariter pilosi, haud glandulosi ; folia ovata, glabra, 3-8 cm longa, 3-7 cm lata, subtus distincte nervosa, apice rotundata vel obtusa, margine integra vel leviter sinuata. Inflorescentia umbellata, ca. 7-flora, longe pedunculata, pedunculo robusto, erecto-patenti usque 8 cm longo ; pedicelli sub fructu incrassati, usque 1 cm longi ; bracteæ et flores non visi. Fructus magnus, viscosus, brunneus, late clavatus, 7-9 mm longus, usque 3,5 mm in diametro valde 10-sulcatus, porcis (vel jugis) alternatim lineis glandulosis elevatis et glandulis pulviniformibus depressis inconspicue vestitus.

Type : *Fotius 1233*, Tchad, Norni (*ca.* 9°55 N — 16°21 E), termitière en zone hydromorphe (holo-, K).

Cette espèce, essentiellement caractérisée par la taille exceptionnelle de son fruit et la disposition des glandes qui l'ornent est dédiée à la mémoire de notre ami Jean Raynal, Cypérologue de renommée internationale, accidentellement décédé en mission, le 12 octobre 1979.



Commicarpus raynalii Lebrun & Meikle : **1**, habitus × 1 ; **2**, nœud × 4,5 ; **3**, fruit × 4,5. (*Fotius 1233*).

BIBLIOGRAPHIE

LEBRUN, J.-P., AUDRU, J., GASTON, A. & MOSNIER, M., 1972. — *Catalogue des plantes vasculaires du Tchad méridional*, 1 vol. miméogr., 289 p., Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, Étude botanique n° 1.

LEBRUN, J.-P. & GASTON, A., 1976. — Premier supplément au « Catalogue des plantes vasculaires du Tchad méridional ». *Adansonia*, ser. 2, 15 : 381-390.

LEBRUN, J.-P. & GASTON, A., 1977. — Second supplément au « Catalogue des plantes vasculaires du Tchad méridional ». *Public. Cairo Univ. Herbar.* 7-8 : 109-114.

MEIKLE, R. D., 1978. — A key to Commicarpus. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 36 : 235-249.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 1-2 : 43-77.

A revision of *Blastus* Lour. (*Melastomataceæ*)

C. Hansen

Summary : The genus *Blastus* Lour. comprises twelwe species, one of which is first described here, and three varieties (the new combinations *B. borneensis* Cogn. var. *eberhardtii* (Guillaumin) C. Hansen, var. *stellulatus* (Geddes) C. Hansen and var. *pulverulentus* (Ridley) C. Hansen). Additional two species are ranged as doubtful, and among the excluded names *B. hispidissimus* Ridley is transferred to *Anerincleistus* (*A. hispidissimus* (Ridley) C. Hansen, *comb. nov.*). All taxa are thoroughly described and entered in keys. The species are illustrated by herbarium specimens, most also by one or several floral parts and a few by SEM photographs of their seeds, and their distribution is shown on maps.

Résumé : Le genre *Blastus* Lour. comprend douze espèces (dont une est décrite ici), ainsi que trois variétés (les combinaisons nouvelles *B. borneensis* Cogn. var. *eberhardtii* (Guillaumin) C. Hansen, var. *stellulatus* (Geddes) C. Hansen et var. *pulverulentus* (Ridley) C. Hansen). Deux autres espèces sont traitées comme incertaines. Parmi les noms exclus, *B. hispidissimus* Ridley est rapporté à *Anerincleistus* (*A. hispidissimus* (Ridley) C. Hansen, *comb. nov.*). Tous les taxons sont complètement décrits et identifiables grâce à des clés. Les espèces et variétés sont figurées par des échantillons d'herbier, la plupart aussi par des parties florales et quelques-unes par des photographies des graines au *MEB*. L'aire de toutes les espèces et variétés est présentée.

Carlo Hansen, Botanical Museum, University of Copenhagen, Gothersgade 130, DK-1123 Copenhagen, Denmark.

INTRODUCTION

The Asiatic genus *Blastus* Lour. is distinct in the *Oxysporeæ* by having only four stamens and by its peltate glands, which occur on all vegetative parts and on various floral parts. The glands are absent in one species, otherwise they make it possible to refer sterile specimens and often even fragments of specimens to the genus.

Blastus is related to *Allomorphia*, *Oxyspora*, *Bredia*, *Anerincleistus*, *Driessenia* and *Neodriessenia*, but is apparently no closer related to one than the others.

Blastus occurs in Assam, Yunnan, Kweitchow, Kwangsi, Kwangtung, Fukien, Hainan, Taiwan, Ryu-Kyu Islands, Laos, Vietnam, Peninsular Thailand, Malay Peninsula, Sumatra, Borneo and Celebes.

COMMENTS

The characteristic peltate glands in *Blastus* are composed of several to many radiating cells forming a disc which is fixed centrally. Very rarely the glands become stipitate as

on the hypanthium of some specimens of *B. pauciflorus.* Usually the glands are hyaline, but sometimes they become opaque, at least on dried specimens. Usually they are some shade of yellow, but in *B. borneensis* they often are wine-red.

The glands in *Blastus* differ from similar glands elsewhere in having more than ten radiating cells. Within the genus they are of little taxonomic use. In *B. cavaleriei*, *B. multiflorus* and *B. thaiyongii* the glands have 11-20 radiating cells and crenate margin, while in the remaining species they usually have 30-50 radiating cells and entire or at most crenulate margin.

The leaves in a pair usually are unequal in size, often in a pattern so that in every second leaf-pair of a twig the leaves are almost equal, and in every second they are much unequal. The larger leaf of a pair is 1-1.5, rarely up to 5, times, longer than the smaller.

Only the episepalar whorl of stamens is found in *Blastus* (Pl. 1, *1*). No traces of an epipetalar whorl are seen. The connective is usually indistinct. Below it forms the dorsal and basal part of the anther sacs and even exceeds them in *B. borneensis var. pulverulentus*, *B. pauciflorus* and *B. auriculatus* (Pl. 2, *5*, *7*).

Blastus belongs to the genera, in which the placentas do not protrude on stalks into the loculi of the ovary, but are sessile and form together with the central vascular strands a column squarish in cross section (Pl. 1, *3*, *5*). When the fruits dehisce the column disengages and persists even in old fruit (Pl. 1, *4*, *5*, *7*). In fruit it is easily seen that the placentas make up usually only part of the column (Pl. 1, *2*, *4*, *7*). Often they do not form neither the basal nor apical part of it, but these are composed only of the persistent vascular strands. When the placentas do not extend to the apex I have termed the column beaked.

The hypanthium makes part of the fruit at least until dehiscence (Pl. 1, *2*, *5*, *6*, *7*). The capsule dehisces apically and laterally, but the valves remain fixed basally, bending outwards in varying degree. In *B. borneensis* only slightly so that the hypanthium remains intact even in old fruit (Pl. 1, *7*). In most other species so much that the hypanthium breaks away partly or totally, at least in old fruits (Pl. 1, *4*, *5*).

The seeds of *Blastus* are oblong with a more or less distinct beak at chalaza usually with a more or less distinct furrow along raphe, which is, however, often filled with the strophiole cells (Pl. 3). As such they resemble seeds elsewhere in the *Oxysporeæ* and *Sonerileæ* (species of *Allomorphia*, *Anerincleistus*, *Oxyspora*), so that *Blastus* cannot be recognized by means of its seeds. That seems to be no exception in the two tribes where so far only *Barthea*, *Ochthocharis* and *Sarcopyramis* are known to have generically distinct seeds (Hansen, 1979, 1980 ; Hansen & Wickens, 1981). Occasionally in the tribes the seeds appear to be characteristic for a species, so that it can be recognized from any other species. *B. cochinchinensis* is an example (Pl. 3). In *Blastus* itself, in addition to this, *B. multiflorus* and *B. squamosus* can be recognized by their seeds (Pl. 3, *B*, *D*). The seeds of the remaining species resemble the seeds of *B. borneensis* and *B. pauciflorus* (Pl. 3, *A*, *E*). In all except *B. borneensis* there is a tendency to develop bullate protuberances. The seeds of *B. mollissimus* and *B. auriculatus* have not been examined.

BLASTUS Lour.

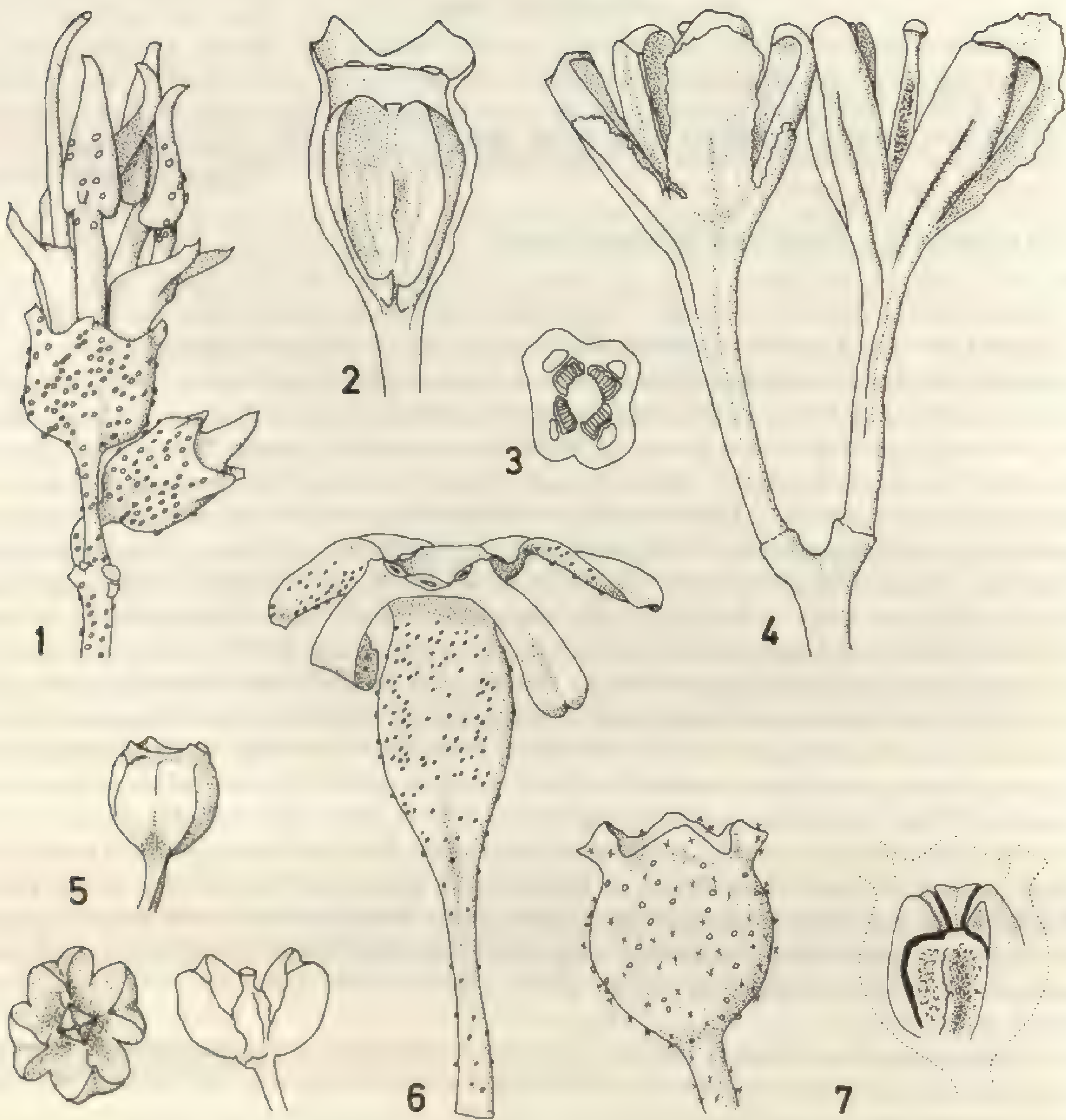
Fl. Cochinch. 1 : 526 (1790).

— *Blastus* sect. *Desmoblastus* Diels, Bot. Jahrb. Syst. 65 : 105 (1932), *nom. illeg. superfl.*
— *Blastus* sect. *Thyrsoblastus* Diels, *l.c.* : 106 (1932) ; type species : *Blastus pauciflorus* (Benth.) Guill. (lectotype, chosen here).

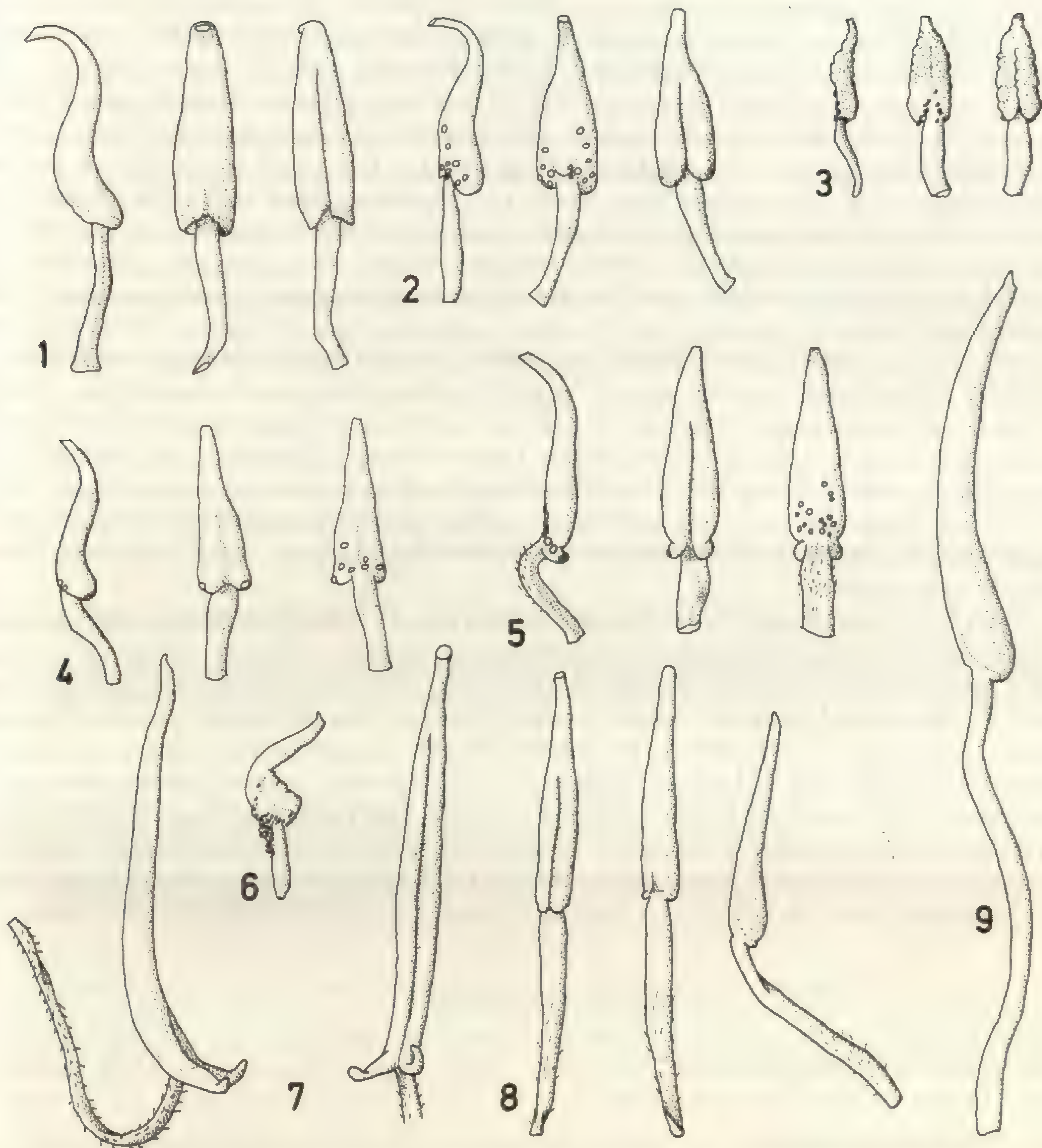
Type species : *Blastus cochinchinensis* Lour.

Branched shrub, 0.5-7 m high. Branchlets subquadrangular, very rarely with four low ribs, or less often terete or slightly flat, with an indumentum of peltate glands (except *B. eglandulosus*), and sometimes also of uniseriate minute glandular hairs, or rarely of stellate to plumose hairs, or rarely of multiseriate stout glandular hairs, or rarely of long whitish hairs, or rarely covered with a glossy varnish-like layer, when young ; terete and glabrous when older. Leaves decussate, those of a pair usually more or less unequal in size, petiolate or very rarely sessile. Petioles with an indumentum as branchlets ; petiole of small leaves 0.3-2.6 cm long, petiole of large leaves (0.5-)0.8-2.7 (-5.5) cm long. Leaf-blade ovate to elliptic, very rarely pandurate ; blade of small leaves (2.2-)3.3-14.2 (-21.4) cm long, (0.7-)1-5 (-7.8) cm wide, (1.5-)2.5-4.1 (-5) times longer than wide ; blade of large leaves (4.6-)8-18.7 (-28) cm long, (1.6-)2.7-5.8 (-9.8) cm wide, (1.8-) 2.4-3.9 (-5.1) times longer than wide ; base attenuate to cuneate to rounded, or cordate and minutely auriculate ; margin entire or sometimes serrulate or indistinctly denticulate ; apex acuminate to long acuminate ; longitudinal nerves 3, or rarely 5, prominent beneath ; upper surface often with an indumentum of minute uniseriate, very rarely branched, glandular hairs, sometimes also with peltate glands or stellate to plumose hairs, or with only peltate glands or only stellate to plumose hairs, or very rarely with only a few short soft hairs, or very rarely with whitish, somewhat curly long hairs, or glossy from a varnish-like secrete, when young, with reminiscences of these or glabrous when old ; lower surface with peltate glands, or, in addition, with minute uniseriate very rarely branched glandular hairs, or stellate to plumose hairs when young, with peltate glands, and reminiscences of other young indumentum when old.

Inflorescences few-flowered axillary fascicles with 0.5-2 (-7, or in one case 19) mm long peduncles, or few to many-flowered axillary or terminal thyrses, 5-13 cm long including (0.5-) 1-6.6 cm long peduncles, inflorescence branches with an indumentum as branchlets. Bracts absent or minute. Pedicels 0.5-5 (-10) mm long, longest in fruit. Flowers actinomorphic, 4-merous, bisexual. Hypanthium campanulate to urceolate, usually subquadrangular in cross section, usually thin-walled, 1.1-6 mm long, 0.8-2.4 mm wide, longer than wide, lepidote or usually with a thin cover of peltate, very rarely stipitate, glands, often also with minute uniseriate glandular hairs or with a thin to dense stellate to plumose indumentum, or very rarely glabrous and covered with a glossy or dull varnish-like layer. Sepals connate into a low rim, usually 0.1-0.2 mm high at sinuses, lobes broadly to very broadly triangular to acuminate, very rarely rounded, thickened and pointed dorsally, or rarely ligulate, 0.7-1.7(-2.7) mm long, with an indumentum as hypanthium, persistent



Pl. 1. — **Blastus**, parts of flowers and fruits, all × 7.5 : 1, **B. borneensis** Cogn. var. **borneensis**, flower and bud (*Eberhardt 2796*, P) ; 2, **B. cochinchinensis** Lour., longitudinal section of mature fruit, seeds removed (*Tsang 26555*, P) ; **3, B. cochinchinensis**, transverse section of hypanthium in flower (*Tsang 29868*, C) ; **4, B. cavaleriei** A. Léveillé, old fully dehisced fruits (*Handel-Mazzetti 10913*, W) ; **5, B. multiflorus** (Cogn.) Guillaumin, mature fruit, old dehisced fruit from above and same in lateral view with two valves removed (*Pocs, Khoi & Tiep 1021*, P) ; **6, B. cavaleriei**, mature fruit (*Handel-Mazzetti 10913*, W) ; **7, B. borneensis** var. **eberhardtii** (Guillaumin) C. Hansen, mature dehisced fruit, entire and with one valve removed (*Poilane 1577*, P).



Pl. 2. — **Blastus**, stamens, all × 7.5 : **1, B. cochinchinensis** Lour. (*Furuse s.n.*, 13.8.1961, S) ; **2, B. borneensis** Cogn. var. **stellulatus** (Geddes) C. Hansen (*Kerr 15447*, K) ; **3, B. borneensis** var. **borneensis** (*Sinclair & al. 9225*, K) ; **4, B. borneensis** var. **eberhardtii** (Guillaumin) C. Hansen (*Chevalier 38760*, P) ; **5, B. borneensis** var. **pulverulentus** (Ridley) C. Hansen (*Kloss s.n.*, Feb. 1912, K) ; **6, B. multiflorus** (Cogn.) Guillaumin (*Bon 3156*, P) ; **7, B. pauciflorus** (Benth.) Guillaumin (*Sampson & Hance 11352*, K) ; **8, B. thaiyongii** C. Hansen (*Dalziel s.n.*, 15.9.1898, E) ; **9, B. cavaleriei** A. Léveillé (*Bodinier 2170*, P).

in fruit. Petals ovate to elliptic, sometimes irregularly so, thin to thick, 1-5.1 mm long, 0.7-3.6 mm wide, glabrous or with a few peltate glands on the outside, at least in bud, rarely papillate, or very rarely with stellate hairs on the inside, whitish, often tinged with pink, or pinkish to purplish. Stamens 4, isomorphic and equal in size, episepalar ; filaments more or less flat, sometimes thick, 0.8-7.4 mm long, glabrous or with peltate, rarely stipitate, glands dorsally on distal part, or with minute uniseriate glandular hairs ; anthers short, slightly S-shaped or curved in lateral view, broad at base, tapering into a beak towards apex, or longer, curved in lateral view, linear, tapering into a beak, (0.9-) 1.4-7.4 mm long, base cordate, bituberculate or sagittate ; anther sacs very rarely bullate ; connective distinct to indistinct, also present dorsally on free basal part of anther sacs, dorsally inappendiculate or rarely exceeding anther sacs in a bituberculate or sagittate way, glabrous or with a few peltate, rarely stipitate, glands ; pore 1, about as wide as apex of anther. Ovary usually about two thirds the length of the hypanthium, partially adnate to it for two thirds to the whole of its length, apically usually slightly to deeply depressed around base of style and with an indumentum of peltate glands or rarely small gland-tipped hairs ; anther pockets extending to base or, rarely, below base of ovary ; placentas not protruding into ovary cells, but forming together a somewhat fleshy column square in cross section. Style 2.7-14.3 mm, glabrous, or rarely with some peltate glands, stellate hairs or small gland-tipped hairs on basal half, deciduous after flowering ; stigma small, usually slightly narrower than style.

Fruit a loculicidal light brown capsule about as long as and included in the long persistent hypanthium and often breaking it when dehiscing, elliptic, urceolate to fusiform, rarely with 4 low ribs, base rounded to acute to attenuate, (1.1-) 1.5-5 (-6) mm long, 1.2-3.7 mm wide ; the disengaged placental column usually beaked. Seeds straight, cuneate, obovate, elliptic or oblong, or narrowly so, sometimes slightly angular, rarely with extensions at both ends, usually with a beak at chalaza, 0.3-1.8 mm long. Testa bullate or in places tuberculate, light brown to brown. Raphe a narrow and shallow furrow, or rarely broad, or rarely a rounded angle or low ridge. Strophiole restricted to hilum area or sometimes continuing as a thin strand along raphe, rarely a thick strand along the whole length of the seed exceeding testa at both ends, brownish usually in shades different from testa.

Key to the species

1 a.	Leaves sessile, pandurate	11. *B. auriculatus*
b.	Leaves petiolate, ovate to elliptic	2
2 a.	Inflorescence axillary	3
b.	Inflorescence terminal	7
3 a.	Inflorescence a sessile or shortly pedunculate fascicle	4
b.	Inflorescence a thyrse	6
4 a.	Hypanthium lepidote from a dense cover of peltate glands	1. *B. cochinchinensis*
b.	Hypanthium with a thin cover of peltate glands	5
5 a.	Hypanthium with long patent hairs in addition to peltate glands	2. *B. mollissimus*
b.	Hypanthium with only peltate glands	3. *B. tsaii*

6 a. Under surface of leaves without peltate glands.................... 5. *B. eglandulosus*
b. Under surface of leaves with peltate glands......................... 4. *B. borneensis*

7 a. Under surface of leaves without glands.......................... 5. *B. eglandulosus*
b. Under surface of leaves distinctly with peltate glands.......................... 8

8 a. Leaves minutely auriculate.. 9
b. Leaves not auriculate.. 11

9 a. Hypanthium at most 2 mm long; transition of filament and connective densely clothed with peltate and stipitate glands.................................. 6. *B. multiflorus*
b. Hypanthium more than 2.5 mm long; transition of filament and connective without glands.. 10

10 a. Anthers at most biauriculate ventrally, 4-4.5 mm long; hypanthium in flower 2.7-3.5 mm long.. 8. *B. thaiyongii*
b. Anthers sagittate ventrally, 6.2-7.4 mm long; hypanthium in flower 3.8-6 mm long.... .... 7. *B. pauciflorus*

11 a. Sepals ligulate..12
b. Sepals not ligulate.. 13

12 a. Anthers narrowly cordate at base; under surface of leaves with peltate glands mainly on veins of tertiary order.................................. 9. *B. cavaleriei*
b. Anthers sagittate at base; under surface of leaves with peltate glands evenly scattered .... 7. *B. pauciflorus*

13 a. Anthers sagittate ventrally, 6.2-7.4 mm long; hypanthium in flower 3.8-6 mm long.. .... 7. *B. pauciflorus*
b. Anthers cordate or at most bituberculate ventrally, (0,9-)1.4-2.8(-3.5) mm long; hypanthium in flower 1.1-2.7 (-3.5) mm long.......................... 4. *B. borneensis*

Note to lead 13 : *B. squamosus* will also end up here. Because it is known only in young bud or mature fruit I have not been able to enter it in the key. The hypanthium in young bud is 3.5-4 mm long. The young anthers seem to be bituberculate ventrally. The seeds are long and narrow and filled with air distally. See also notes under the species.

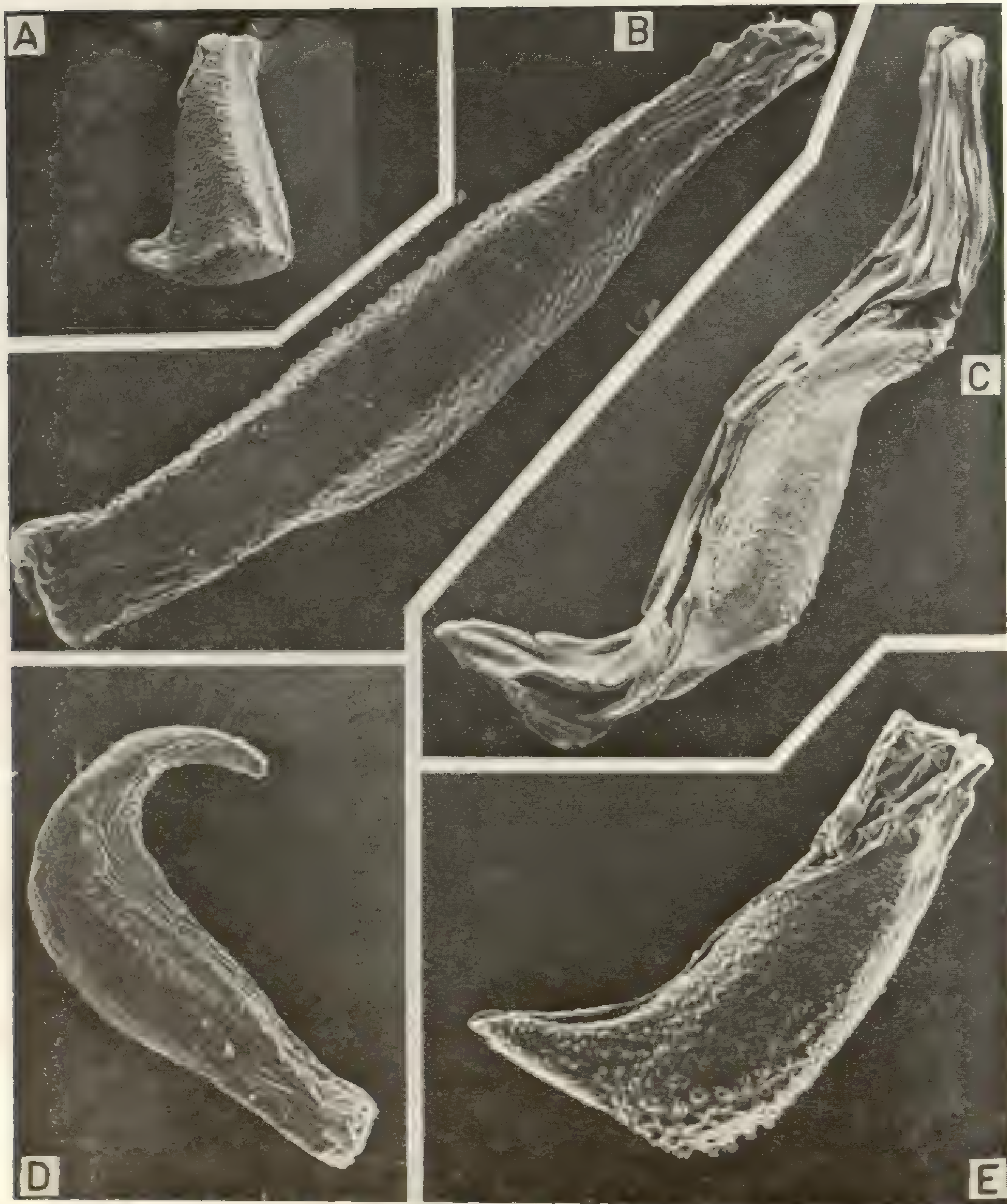
1. **Blastus cochinchinensis** Lour.

Fl. Cochinch. 1 : 527 (1790).

— *Anplectrum parviflorum* Benth., Fl. Hongk. : 116 (1861) : type : *Wright 478*, Hongkong (GH, K, NY, P, US).
— *Blastus parviflorus* (Benth.) Triana, Trans. Linn. Soc. London 28 : 74, *tab. 6, fig. 65* (1872).
— *B. marchandii* A. Léveillé, Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 11 : 494 (1913) : type : *Esquirol 967*, Tchang-loy, June 1906 (A, E, G).

Type : *Loureiro s.n.* (not seen).

0.9-3 m high. Branchlets subquadrangular and densely brownish lepidote when young, terete and glabrous when older. Petiole of small leaves 0.7-1.8 (-2.2) cm long; petiole of large leaves (1.1-) 1.8-2.6 (-3.7) cm long. Leaf-blade ovate to elliptic; blade of small leaves (4.6-) 6.2-11.5 (-14.2) cm long, (1.6-) 2-3.9 cm wide, 2.5-3.6 (-4.4) times as long as wide, blade of large leaves (8-) 11.2-15 (-18.7) cm long, (2.7-) 3.1-5.1 (-6.4) cm wide, 2.4-3.8 (-4.6) times as long as wide.



Pl. 3. — Seeds of some species of Blastus : **A, Blastus borneensis** Cogn. var. **borneensis** (*Clemens 20928*, K) ; **B, B. squamosus** C. Y. Wu & Y. C. Huang (*Ching 6945*, US) ; **C, B. cochinchinensis** Lour. (*Tsang 27217*, K) ; **D, B. multiflorus** Guillaumin (*Balansa 3509*, P) ; **E, B. pauciflorus** (Benth.) Guillaumin (*Tsang & Chow 14311*, A).

Inflorescence an axillary, shortly pedunculate fascicle of up to 10 flowers. Peduncles 1-2 in an axil, 0.5-2 (-19) mm long. Pedicels 1.2-5 (-10) mm. Hypanthium urceolate to campanulate, thick-walled, 2.5-3.6 mm long, 1.4-2.4 mm wide, 1.2-2 times as long as wide, lepidote from a dense cover of peltate glands. Sepals connate into a low rim, 0.2-0.7 mm high at sinuses, lobes very broadly triangular to acuminate, thick dorsally and bluntly pointed close to apex, 0.5-1 mm long. Petals irregular, though ovate in general shape, thick along middle, 3-3.8 mm long, 1.6-3.6 mm wide, whitish often tinged with pink, red or purple. Filaments 1.5-3.2 mm long, glabrous ; anthers weakly S-shaped, 2-4 mm long, base cordate ; connective broad, but indistinct, inappendiculate, glabrous. Ovary partially adnate to hypanthium for almost its whole length, apically more or less depressed around base of style and covered with peltate glands. Style 4.8-7.8 mm long, glabrous. Fruit elliptic, base attenuate, 3-4.5 mm long, 2.4-3.7 mm wide, breaking the hypanthium when dehiscing, placental column long-beaked. Seeds narrowly cuneate, obovate or elliptic with bent or straight extensions at both ends, 1.1-1.8 mm long. Testa bullate or at some places tuberculate, light brown. Raphe a wide furrow along the whole length of the seed, extensions included. Strophiole a thick strand filling the raphe along the whole length of the seed and exceeding it considerably at both ends, paler brown or darker brown than testa. — Pl. 1, 2, 3, 5.

Distribution (Fig. 4) : India (Assam), China (Kwangtung, Fukien, Hainan), Taiwan, Japan (Ryu Kyu Islands), N. and S. Vietnam.

Ecology : *B. cochinchinensis* grows in various kinds of forests and thickets. Soils mentioned on the labels are silt, clay and sand. It has been gathered at altitudes between 90 and 1000 m except for two collections : *Faurie 434*, 2500 m, and *Poilane 23534*, 1500-1800 m. Flowering specimens have been collected in all months except February and March, but there is a peak of flowering from April to August.

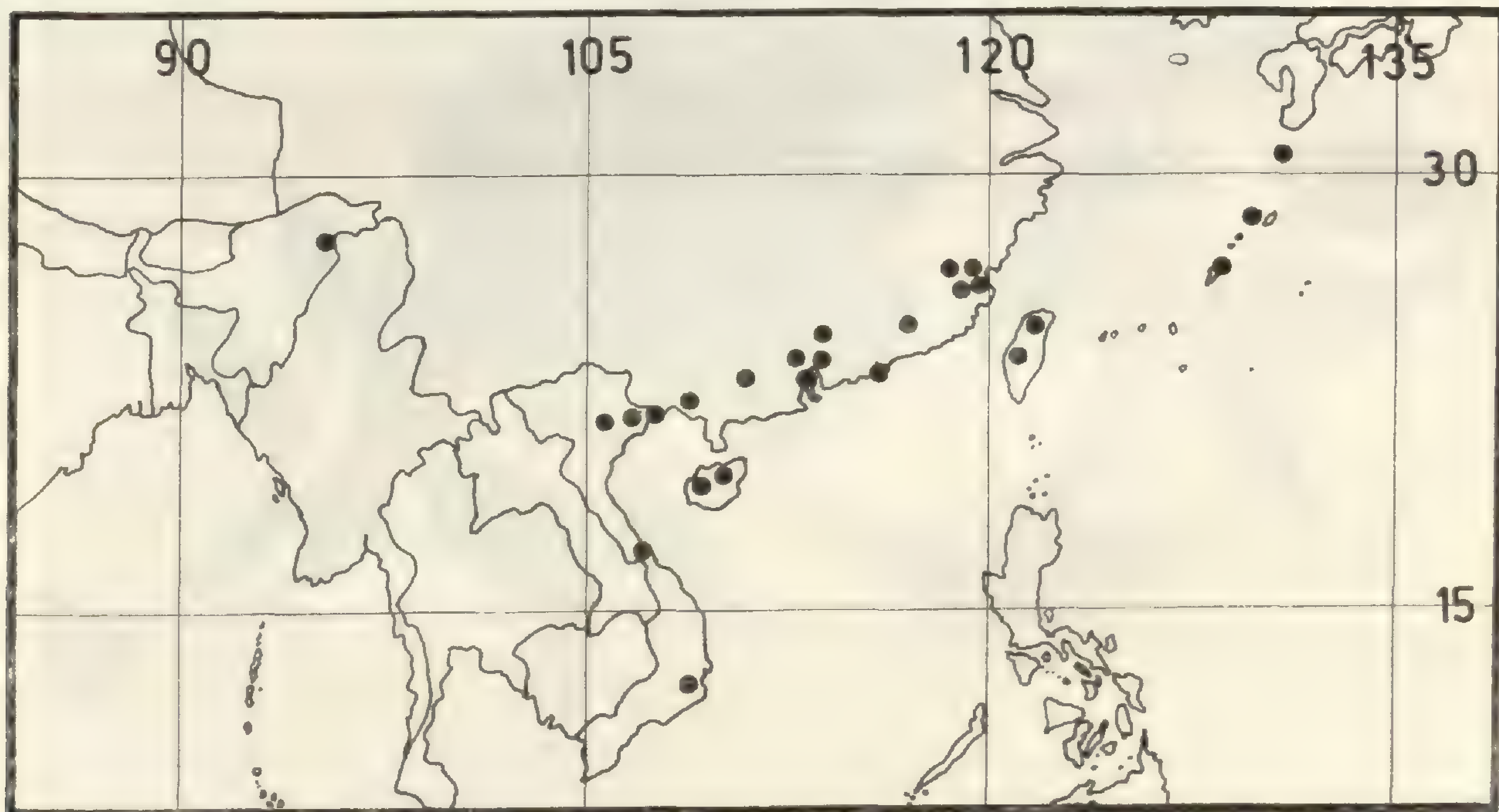


Fig. 4. — Total distribution of **Blastus cochinchinensis** Lour.



Pl. 5. — **A, Blastus cochinchinensis** Lour. ; **B, B. tsaii** Li.

Notes : The peduncles are stout and often two in number in a serial way in a leaf axil. The much produced peduncle of 19 mm observed in *Balansa 4054* is rather an axis with fascicles of flowers at two nodes and at the apex.

The petals principally are ovate, but often very irregular in outline due to a lobe on one side clasping in bud over the next petal of the whorl.

The adnation of the ovary and the hypanthium is interrupted by the four anther pockets (Pl. 1, *3*). The area of concrescence between two pockets is wide and cannot be described as a septum. Only at the top it is narrow and run as a sharp ridge some way up on the inside of the free part of the hypanthium above the ovary.

The disengaged column in the fruit is long-beaked and has four wings on the lower part from remnants of the septa (Pl. 1, *2*).

2. **Blastus mollissimus** Li

J. Arnold Arbor. 25 : 16 (1944).

Type : *Wang 40050*, Kwangsi, Yao Shan (holo-, A).

Distribution (Fig. 13, *B*) : China (Kwangsi).

Ecology : The type, which is a fruiting specimen, has been collected at a stream side in October. There are no notes on soil or altitude.

Notes : Only the type (Pl. 6, *A*), which is a specimen in fruit, has been available. Nothing important can be added to Li's description, so I refer to that.

The specimen has the peltate glands of *Blastus*, so it belongs there. Because of its axillary sessile inflorescences it is probably related to *B. cochinchinensis* from which it differs by its indumentum of long, somewhat curly, patent, whitish hairs composed of several rows of cells. The indumentum occurs on young branchlets, petioles, leaves, inflorescence branches, hypanthium and sepals. It differs also by its sepals, which are long and narrow, almost filiform.

Two other species have been described from Yao Shan in Kwangsi. They are *B. setulosus* Diels and *B. tenuifolius* Diels, which both are known only from their type specimens. It seems strange that three rare species of *Blastus* are known from the same locality and only from there. The types of *B. setulosus* and *B. tenuifolius* have not been available to me, but according to the description both are hairy. Perhaps they belong together with *B. mollissimus* in one taxon. In this paper they are ranged as doubtful species (p. 73).

3. **Blastus tsaii** Li

J. Arnold Arbor. 25 : 309 (1944), *nom. nov.*

— *Blastus yunnanensis* Li, J. Arnold Arbor. 25 : 15 (1944), *nom. illeg., lat. hom.*

Type : *Tsai 60813* (by mistake *60893* in protologue), Yunnan, Ping-pien Hsien (holo-, A ; iso-, P, S).

Pl. 6. — **A, Blastus mollissimus** Li ; **B, B. borneensis** Cogn. var. **borneensis**.

1.6 m high. Branchlets subquadrangular with four low ribs and an indumentum of yellow peltate glands and some minute brownish glands when young, terete and glabrous when older. Petioles 1.5-5.5 cm long. Leaf-blade ovate, 8-14 cm long, 2.5-4.5 cm wide ; base attenuate ; margin entire ; apex long acuminate ; 3-nerved ; upper surface with a few short hairs, under surface with peltate glands.

Inflorescence an axillary fascicle of a few flowers. Peduncle at most 1 mm long. Pedicels about 2 mm long. Hypanthium campanulate, ca. 3 mm long and 1.5 mm wide, with a thin cover of peltate glands and some minute brownish glands. Sepals connate into a low rim, 0.1 mm high at sinuses, lobes broadly triangular, about 0.2 mm long. Petals ovate, ca. 2.5 mm long, rosy purple. Filaments about 2 mm long, glabrous ; anthers weakly S-shaped, about 3.5 mm long, base cordate ; connective distinct, inappendiculate, glabrous. Observations on ovary : top depressed around base of style and covered with peltate glands. Style about 5.5 mm long, glabrous. Fruit not known.

Distribution (Fig. 13, *A*) : China (Yunnan).

Ecology : The type, which is a specimen in bud, flower and young fruit and the only one known, has been collected on 7 July in a ravine at 1300 m altitude.

Notes : The description is an emendation of the protologue. It is less detailed than the description of the other species, because of the scarce material. For instance no flower has been boiled and studied in detail.

Habitually the species comes close to *B. cochinchinensis*. It differs from it by its smoother and non-lepidote young branchlets, petioles and hypanthia on which the peltate glands occur thinly, and by its seeds in which the strophiole does not exceed the testa apically. The seeds could be studied only in a young fruit, but were compared with the seeds of an equally young fruit of *B. cochinchinensis*, and the difference mentioned above was distinct.

Additionally *B. tsaii* differs from *B. cochinchinensis* by its dark green hypanthium (light brown in *B. cochinchinensis*) ; by the soft hairs on upper leaf surface (absent in *B. cochinchinensis*) ; and by the prominent nerves of secondary order on lower leaf surface (not elevated in *B. cochinchinensis*).

4. **Blastus borneensis** Cogn.

In A. & C. DC., Monogr. Phan. 7 : 477 (1891).

Branched shrub, 1.3-4.5 (-7) m high. Branchlets slightly flat with a thin to dense vestiture of peltate glands and often also minute brownish glands, the latter very densely at times, or sometimes the glandular vestiture totally covered by a vestiture of plumose hairs when young ; branchlets terete and glabrous when older. Petiole of small leaves 0.3-1.5 (-2.4) cm long ; petiole of large leaves (0.5-) 0.8-2.7 (-3.5) cm long. Leaf-blade ovate to elliptic ; blade of small leaves (2.8-) 3.3-13.5 (-21.4) cm long, (0.7-) 1-4.2 (-7.8) cm wide, (1.5-) 2.5-4.1 (-5) times as long as wide, blade of large leaves (4.6-) 8-18.7 (-28) cm long, (1.6-) 2.7-5.8 (-9.8) cm wide, (1.8-) 2.9-3.9 (-5.1) times as long as wide ; base attenuate to acute to rounded ; margin entire or rarely weakly dentate ; apex long acuminate ; 3 (-5)-

nerved ; upper surface when very young with a thin to dense vestiture of stellate to plumose hairs, and often also of minute brownish glands, when older glabrous or with a reminiscence of the young vestiture, at least along nerves ; under surface always with peltate glands both on lamina and nerves, sometimes also with minute brown glands, and when young sometimes with stellate or plumose hairs in addition.

Inflorescence an axillary or terminal thyrse rarely more than 5 cm long. Pedicels 0.5-2.5 (-4.4) mm long. Hypanthium campanulate to urceolate, thin-walled, 1.1-1.8 (-3.5) mm long, 0.8-1.5 (-2.3) mm wide, 1-1.9 (-2.4) times as long as broad, always with yellow, rarely red, peltate glands, sometimes with minute glands and sometimes with a thin to dense stellate indumentum in addition. Sepals very shortly connate into a low rim, 0.2-0.5 (-1.2) mm high at lobes and about 0.1 mm high at sinuses, lobes very broadly triangular to acuminate, with a dorsal conical thickening bluntly pointed close to apex, 0.2-0.5 (1.2) mm long. Petals irregularly ovate, 1-2.5 mm long, 0.7-1.3 mm wide, very rarely with stellate hairs on the inside, white to yellowish or rarely pinkish. Filaments thick, (0.8-) 1-1.8 (-2.3) mm, glabrous or with peltate glands usually distally, or very rarely with minute glands and simple to stellate hairs ; anthers slightly S-shaped ; (0.9-) 1.4-2.8 (-3.5) mm long ; base cordate or rarely bituberculate ; connective indistinct, inappendiculate or very rarely bituberculate ventrally, with peltate glands on basal half. Ovary partially adnate to hypanthium for about its whole length, apically deeply depressed around base of style, edge of depression densely covered with peltate glands. Style 2.7-7.1 (-11) mm long, glabrous or with a few peltate glands on basal half, very rarely with stellate hairs.

Fruit urceolate or more often cup-shaped, base broadly rounded, sometimes weakly ribbed, (1.1-) 1.5-2.3 (-2.9) mm long, 1.2-2.6 mm wide, not breaking the hypanthium when dehiscing, placental column not beaked. Seeds cuneate and sometimes slightly angular with a short beak at chalaza, 0.3-0.4 mm long. Testa bullate or sometimes tuberculate in places, light brown. Raphe a shallow furrow or a rounded angle or a low ridge. Strophiole restricted to hilum area or continuing as a thin strand along raphe, brown.

Distribution and ecology : See under varieties.

Notes : Within the area of *B. borneensis* several species have been described which turned out to be difficult to distinguish from it by concise characters. They are all, like *B. borneensis*, small-flowered with the flowers arranged in small axillary or terminal thyrses. Further they are alike by having the same kind of stellate to plumose indumentum when an indumentum occurs in addition to peltate glands, and by the general appearance of the stamens. Also they differ from most other species by their smaller floral parts. From *B. cochinchinensis* they differ also by having thyrses instead of fascicles.

The species closely related to *B. borneensis* are *B. eglandulosus*, *B. eberhardtii*, *B. stellulatus*, *B. pulverulentus*, *B. tomentosus* Bakh. f., *B. sumatranus* and *B. caudatus*. Among these I have retained only *B. eglandulosus* as a species of its own. It is easily recognized by its lack of peltate glands and by its layer of secrete on the hypanthium.

The remaining species I have included in *B. borneensis* in four varieties. Except for some specimens of *B. eberhardtii* they have only terminal inflorescences. Except from *B. stellulatus* they differ from *B. borneensis* var. *borneensis* by their stouter appearance

and by their larger subcoriaceous leaves. Except for *B. eberhardtii* they have larger floral parts. In all specifications of size there are overlappings to *B. borneensis* var. *borneensis*.

The vestiture commonly may consist of three elements, very rarely a fourth may be found. Peltate glands always occur on young branchlets, petioles and under surfaces of leaves. Minute uniseriate brownish glands are often or perhaps always present. When they are few they are easily overlooked. They occur as the peltate glands and rarely also on the upper surface of the leaves. In some specimens from Mt. Kinabalu (*Clemens 27064*, etc.) they occur very densely on the branchlets. Stellate or more often plumose hairs always occur very densely on the upper surface of very young leaves. This indumentum soon falls off except for remains mostly along the nerves. In a number of specimens the stellate-plumose indumentum is strongly developed also on branchlets and petioles. In such specimens both the minute and peltate glands are hidden by it. The minute glands and the stellate-plumose hairs seem to be related. On the upper surface of the leaves, when the latter is poorly developed, intermediates between them can be seen. One or two of the cells of a uniseriate hair may have developed lateral excrescences, but the terminal brown secretory cell persists. Other hairs have become longer having excrescences from all cells, which may have become somewhat inflated, and the terminal brown cell is absent. The indumentum termed stellate to plumose is composed of such uniseriate candelabra hairs (Uphof, 1962, p. 21). The rare fourth element is soft multicellular hairs on the upper surface of the leaves, seen for instance in *Ridley 2947*.

The common vestiture mentioned above may be found on various floral parts. Peltate glands are always present on hypanthium, sepals, top of ovary, dorsal side of anthers (Pl. 2, *2-6*) and may occur thinly on the outside of the petals, filaments and basal half of style. In *Hallier 3158* from Borneo the hypanthium is covered by a secrete, in which the tightly appressed peltate glands are embedded. The minute glands may occur on the hypanthium. A usually thin indumentum of stellate hairs is often seen on the hypanthium of specimens from Sumatra, Borneo and Celebes, less often on specimens from elsewhere. In *Elbert 3205* and *Kjellberg 1814* reduced stellate hairs and in *Sinclair & al. 9225* minute glands have been observed on the inside of the petals.

In all specimens with stamens from Sumatra the anthers are bullate (Pl. 2, *3*). Among the eight specimens with flowers from Borneo two have bullate anthers (*Clemens 30285* and *Sinclair & al. 9225*). There is no apparent correlation between bullate anthers and other characters.

When dehiscing, the valves of the capsule do not bend so strongly backwards that the hypanthium is broken. Therefore the stages of very old fruit where the disengaged placental column is seen in the middle between the somewhat spreading valves, as in *B. cochinchinensis* and *B. multiflorus*, do not occur. In dissected old fruits it can be seen that the placental column seems to have shrunk when drying, indicating that it may have been fleshy.

Key to varieties

1 a. Hypanthium 1.1-2.3 mm long; anthers (0.9-) 1.4-2.9 mm long.................... 2
  b. Hypanthium 2.3-3.5 mm long; anthers 3-3.5 mm long.......................... 3

2 a. Leaves thin, 2.4-4.1 (-5.1) times longer than wide................. 4a. var. *borneensis*
b. Leaves subcoriaceous, 1.5-2.6 (-3.5) times longer than wide........ 4b. var. *eberhardtii*

3 a. Hypanthium 2.3-2.7 mm long, filaments glabrous or sometimes with peltate glands, style glabrous ; leaves thin, 2.3-3.6 (-4.4) times longer than wide.......... 4c. var. *stellulatus*
b. Hypanthium 3-3.5 mm long, filaments and style with simple to slightly stellate hairs ; leaves subcoriaceous, 1.7-2.3 (-3.9) times longer than wide........ 4d. var. *pulverulentus*

4a. var. **borneensis**

— *Ochthocharis parviflora* Cogn., *in* A. & C. DC., Monogr. Phan. 7 : 481 (1891).
— *Blastus cogniauxii* Stapf, *in* Hooker's Icon. Pl. 24 : *tab. 2311* (1894) ; type *Beccari 1403*, Sarawak, Borneo, BR, K, P.
— *B. caudatus* Spare, Bull. Misc. Inform. : 319 (1929) ; type : *King's collector 553*, Perak, Goping, G, K, P, W.
— *B. cogniauxii* Stapf var. *caudatus* (Spare) Nayar, Curr. Sci. 37 : 413 (1968).
— *B. sumatranus* Merr., Pap. Michigan Acad. Sci. 24 : 84 (1939) ; type : *Rahmat Si Toroes 4803*, Sumatra, Tapianoeli, Padang Si Dimpoean, Padang Lawas, Aek Kanan (topographic sheet 41, northwest quarter), A, L, NY, US.
— *B. borneensis* Boerl., Handl. Fl. Ned. Indie 1 (2) : 512, 531 (1890), *nom. nud.*
— *Ochthocharis parviflora* Boerl., *l.c.* : 531 (1890), *nom. nud.*

Type : *Teysmann 8662*, in Borneo ad Kapuras (holo-, BR).

Distribution (Fig. 8, *A*) : Hainan, N. and S. Vietnam, Laos, Thailand, Malay Peninsula, Sumatra, Borneo, Celebes.

Ecology : *B. borneensis* var. *borneensis* has been collected mainly in primary and secondary rain forests, in several cases specified as dipterocarp forests. According to label notes it grows on clay, sandy clay, basalt and granite. It occurs at altitudes from 30-2100 m. It flowers all the year round.

Illustrations : Stamen (Pl. 2, *3*) ; flower (Pl. 1, *1*) ; seed (Pl. 3, *A*) ; herbarium specimen (Pl. 6, *B*) ; distribution (Fig. 8, *A*).

4b. var. **eberhardtii** (Guillaumin) C. Hansen, *comb. & stat. nov.*

— *Blastus eberhardtii* Guillaumin, Bull. Soc. Bot. France 68 : 3 (1921).

Types : *Eberhardt 4955 & 5031*, Tonkin, prov. de Vinh Yen, P.

Distribution : N. and S. Vietnam.

Ecology : var. *eberhardtii* grows in humid places among rocks in forests, on poor or fertile soil. It has been gathered at altitudes between 800 and 1300 m. Flowering specimens have been gathered from February to July.

Notes : *B. borneensis* var. *eberhardtii* is not very distinct. It mainly differs from *B. borneensis* var. *borneensis* by its larger and broader leaves, but both in regard to their size and length-width ratio there are overlappings to var. *borneensis*. The fruits apparently are longer in var. *eberhardtii* than in var. *borneensis*. Habitually the specimens are stout and the leaves are subcoriaceous, though in *Poilane 1577* and *3335* they are thin. The anther sacs seem to be somewhat reduced, so that the ventral fissure is shallow and



Pl. 7. — **A**, **Blastus borneensis** Cogn. var. **eberhardtii** (Guillaumin) C. Hansen ; **B**, **B. borneensis** var. **stellulatus** (Geddes) C. Hansen.

sometimes indistinct (Pl. 2, *4*). The connective is always shortly connate ventrally of the insertion of the filament.

The material which I refer to this variety is very variable in regard to its indumentum adding to the difficulties of defining it. Apart from the peltate glands the branchlets and leaves have an indumentum of usually plumose hairs, which may be very dense on the branchlets, but are usually thin on the leaves or present only beneath. *Poilane 1577* and *3335* and d'*Alleizette s.n.*, Mai 1909, are alike in general appearance. *Poilane 1577* and d'*Alleizette s.n.* are sparsely plumose hairy while *Poilane 3335* lack that indumentum. See also notes under species.

Illustrations : Stamen (Pl. 2, *4*) ; fruit (Pl. 1, *7*) ; herbarium specimen (Pl. 7, *A*) ; distribution (Fig. 8, *B*).

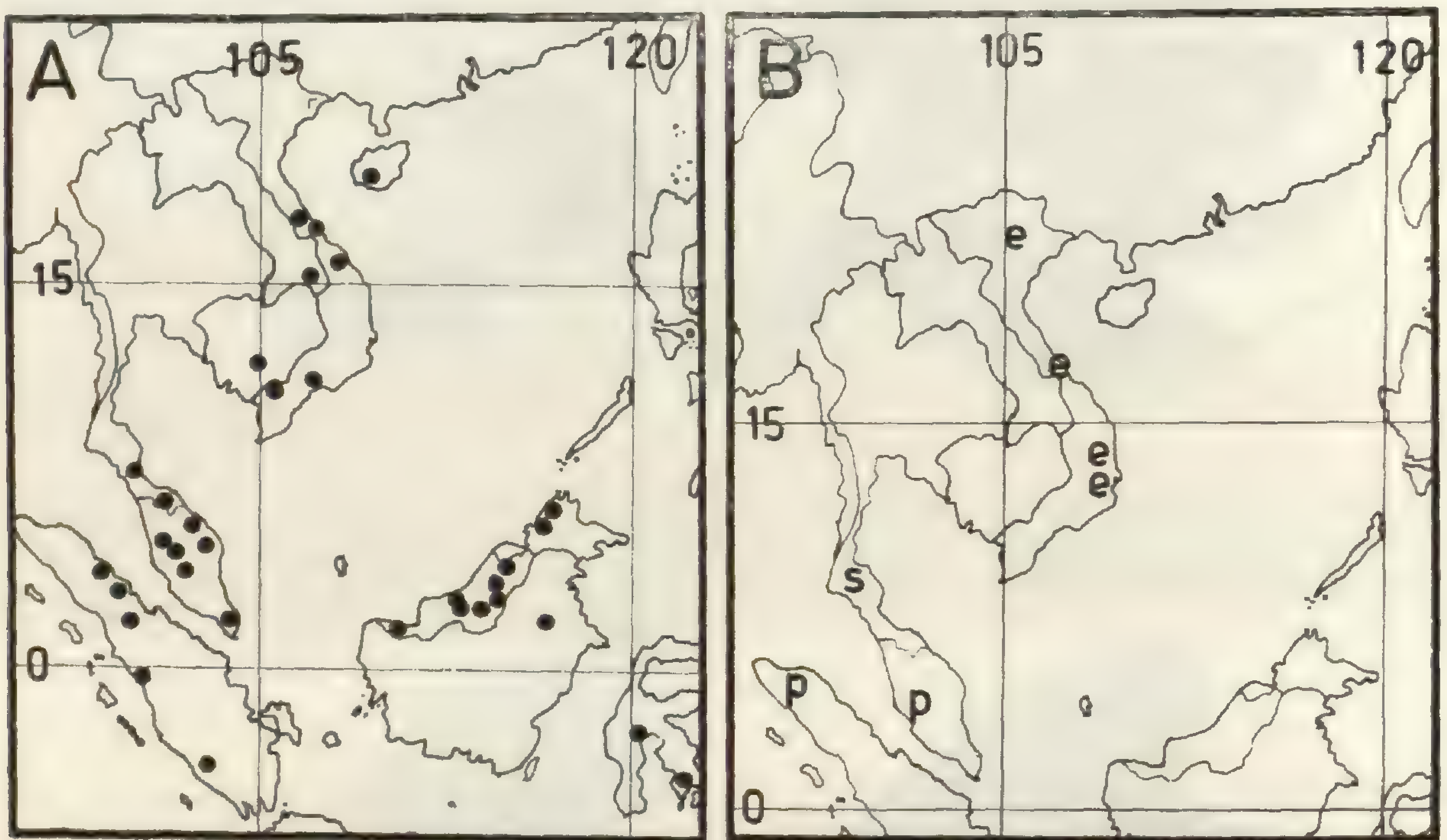


Fig. 8. — Total distributions. **A** : **Blastus borneensis** Cogn. var. **borneensis** ; **B** : e, **B. borneensis** var. **eberhardtii** (Guillaumin) C. Hansen ; p, **B. borneensis** var. **pulverulentus** (Ridley) C. Hansen ; s, **B. borneensis** var. **stellulatus** (Geddes) C. Hansen.

4c. var. **stellulatus** (Geddes) C. Hansen, *comb. & stat. nov.*

— *Blastus stellulatus* Geddes, Bull. Misc. Inform. : 236 (1928).

Type : *Smith 721*, Siam, Khao Luang, ABD, K.

Ecology : *B. borneensis* var. *stellulatus* grows in forest in open places as well as in the shade. There are no records on the soil. One specimen is labelled 200-700 m altitude. Otherwise the available specimens have been gathered at altitudes from 700-1500 m. Flowering specimens have been collected in January, April, May and August.

Notes : Unlike the two other varieties var. *stellulatus* is a narrow-leaved and thin-leaved variety that in regard to the size and length-width ratio of the leaves falls com-

pletely within the variation of var. *borneensis*. It differs from var. *borneensis* by its larger hypanthium and longer anthers. The inflorescence is always terminal. See also notes under species.

Illustrations : Stamen (Pl. 2, *2*) ; herbarium specimen (Pl. 7, *B*) ; distribution (Fig. 8, *B*).

4d. var. **pulverulentus** (Ridley) C. Hansen, *comb. & stat. nov.*

— *Blastus pulverulentus* Ridley, J. Linn. Soc., Bot. 41 : 290 (1913).
— *B. tomentosus* Bakh. f., Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht 91 : 276 (1943) ; type : *van Steenis 6283*, Sumatra, Atjeh, Boernilintang (holo-, L ; iso-, K).

Type : *Kloss s.n.*, Menuang Gasing, Ulu Langat, Selangor (holo-, K).

Distribution : Malay Peninsula, Sumatra.

Ecology : There are no records on habitat or soil. *Van Steenis 6283* has been collected at 1800 m altitude. *Kloss s.n.*, Selangor, Feb. 1912, is a specimen in bud and flowers. The fruiting specimen, *Pringo Atmodjo 69*, was gathered in February and the specimen in bud, *Rahmat Si Toroes 4803*, in July.

Notes : var. *pulverulentus* may be recognized by its large hypanthium ; by its ventrally bituberculate anthers (Pl. 2, *5*) ; and by its indumentum of stellate hairs on the filament and basal half of style. It is a broad-leaved variety as var. *eberhardtii*.

I have included in it *B. tomentosus* Bakh. f. This species and *B. pulverulentus* are known only from their type specimens. It should be pointed out that the characters that make var. *pulverulentus* recognizable are known only from the type of *B. pulverulentus*, and that, lacking flowers, *B. tomentosus* has been included solely on the basis of its general resemblance with *B. pulverulentus*.

There is a resemblance in general appearance between *Kloss s.n.*, Selangor, Feb. 1912, the type of *B. pulverulentus*, and *Chevalier 38760* which is var. *eberhardtii*.

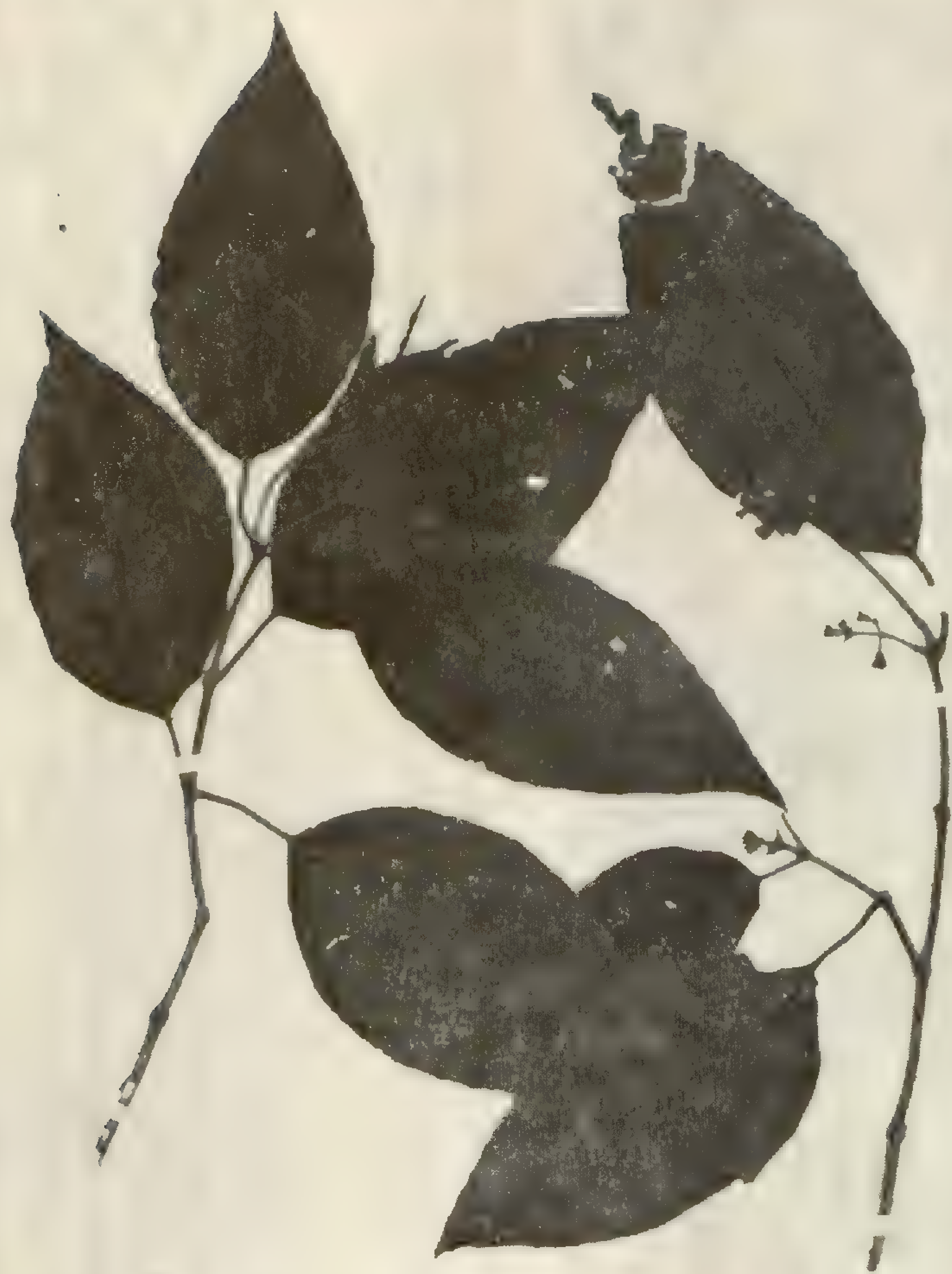
Illustrations : Stamen (Pl. 2, *5*) ; herbarium specimen (Pl. 9, *A*) ; distribution (Fig. 8, *B*).

5. **Blastus eglandulosus** Stapf ex Spare

Bull. Misc. Inform. : 318 (1929).

Lectotype (chosen here) : *Balansa 3509*, Tonkin, Mont-Bavi, P ; iso-, G, K ; photos : GH, NY, US.

2-6 m high. Branchlets subquadrangular with a few minute brownish glands or sometimes covered with a glossy varnish-like layer when young, terete and glabrous when older. Petiole of small leaves 1-1.8 cm long ; petiole of large leaves 1-1.9 cm long. Leaf-blade ovate to elliptic ; blade of small leaves 4.8-11.8 cm long, 1.9-4.1 cm wide, 2.3-2.9 times as long as wide, blade of large leaves 5-12.6 cm long, 2-4.9 cm wide, 2.2-2.6 times as long as wide ; base attenuate ; margin entire ; apex acuminate to long acuminate ; 3-nerved ; both surfaces when young with a thin vestiture of minute brownish glands or sometimes glossy from a varnish-like secrete, when older usually glabrous.





Pl. 9. — **A. Blastus borneensis** Cogn. var. **pulverulentus** (Ridley) C. Hansen ; **B, B. eglandulosus** Stapf ex Spare.

Inflorescence an axillary of terminal few-flowered thyrse rarely more than 5 cm long. Pedicels 1.2-4.8 mm long. Hypanthium campanulate, ca. 3 mm long and 1.5 mm wide, glabrous, covered with a thick, glossy, varnish-like layer, sometimes becoming dull, opaque, olive. Sepals connate into a low rim, 0.2 mm high at sinuses, lobes broadly triangular with a thick pointed dorsal keel, 0.7-1 mm long. Petals irregularly ovate, ca. 3 mm long and 2 mm wide, reddish (two records) or white (one record). Filaments thick, 2-3 mm long, glabrous ; anthers slightly curved, about 3 mm long, base cordate ; connective distinct, glabrous. Ovary partially adnate to hypanthium for its whole length, apically slightly depressed around of base style and clothed with small gland-tipped hairs. Style 7.5-8 mm long, glabrous or with small gland-tipped hairs as top of ovary.

Fruit fusiform, base acute, ca. 3 mm long and 2 mm wide. Seeds cuneate and slightly angular with a short blunt beak at chalaza, about 0.6 mm long. Testa bullate, or tuberculate along angles, brown. Raphe a shallow furrow. Strophiole restricted to hilum area, dark brown. — Pl. 9, *B*.

Distribution (Fig. 13, *A*) : N. Vietnam.

Ecology : The few records on the habitat of *B. eglandulosus* indicate that it grows in forests. It has been gathered at 50, 800, 900 and 1000 m altitude. Specimens in bud, flower and fruit have been collected in May and in fruit in October and December.

Notes : *B. eglandulosus* is a distinct species, though difficult to characterize. At a first sight it looks glabrous. Real hairs never occur, but minute brown glands are found on most young vegetative parts. Characteristically the very young parts, especially inflorescence branches and hypanthia, are covered with a glossy varnish-like layer. This secrete probably comes from peltate glands present in initial stages dissolving in their own secrete. The secrete sometimes becomes olive and opaque.

The stamens are similar to those of *B. cochinchinensis* (Pl. 2, *1*) or *B. borneensis* var. *stellulatus* (Pl. 2, *2*).

6. **Blastus multiflorus** (Cogn.) Guillaumin

Bull. Soc. Bot. France 60 : 90 (1913).

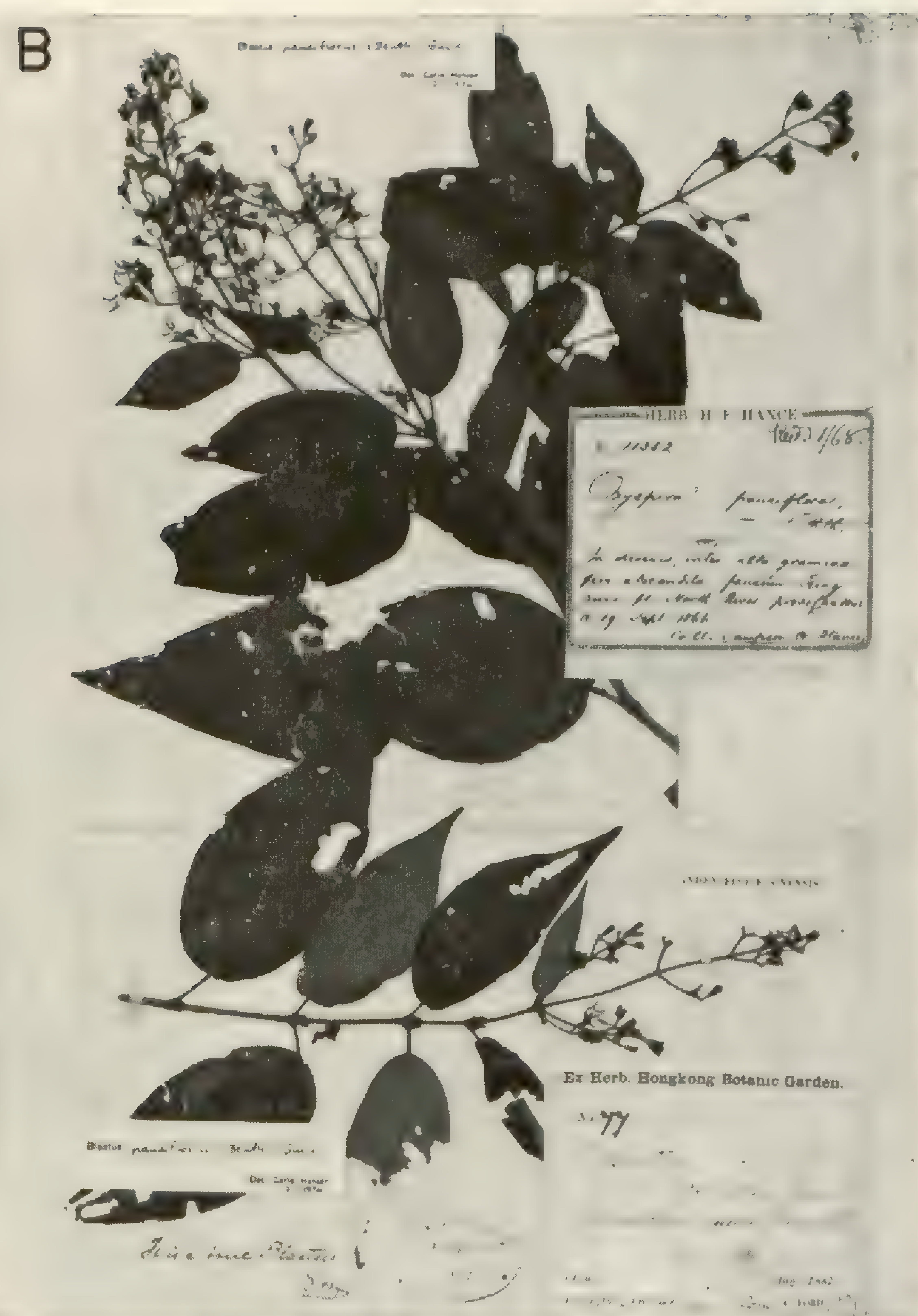
— *Allomorphia multiflora* Cogn., *in* A. & C. DC., Monogr. Phan. 7 : 1183 (1891).

Lectotype : *Balansa 3509*, in Tonkin in sylvis ad Banton prope Yen-lang, P ; iso-, BR, K ; photos : GH, NY, US.

No records of height. Branchlets subquadrangular with an indumentum of peltate glands when young, terete and glabrous when older. Petiole of small leaves 1.3-2.1 cm long, petiole of large leaves 1.6-2.9 cm long. Leaf-blade ovate to elliptic ; blade of small leaves 7.8-10.4 cm long, 4.3-4.5 cm wide, 1.8-2.3 times as long as wide, leaf-blade of large leaves 9.7-15.2 cm long, 5-7.8 cm wide, 1.9-2.1 times as long as wide ; base rounded and minutely auriculate ; margin entire ; apex acuminate ; 5-nerved ; both surfaces with an indumentum of peltate glands when young, upper surface soon becoming glabrous.

Inflorescence a terminal thyrse, 5.5-11.1 cm long. Pedicels 0.5-1.3 mm long. Hypanthium campanulate, ca. 1.8 mm long and 1.5 mm wide, with a vestiture of peltate glands.





Pl. 10. — **A**, **Blastus multiflorus** (Cogn.) Guillaumin ; **B**, **B. pauciflorus** (Benth.) Guillaumin.

Sepals very shortly connate, lobes rounded, with a conical pointed thickening dorsally, ca. 0.4 mm long. Petals unknown. Filaments thick, ca. 1.5 mm long, with a dense mass of peltate and stipitate glands dorsally on upper part ; anthers much curved, about 2 mm long, base cordate ; connective broad and flat with a small spur dorsally obscured by a vestiture of peltate to stipitate glands at transition to filament. Ovary partially adnate to hypanthium for about half its own length ; free part rounded and slightly depressed, densely covered with peltate glands around base of style. Style 5.8 mm long, glabrous.

Fruit urceolate, base rounded, ca. 1.8 mm long and wide, breaking the hypanthium when dehiscing, placental column shortly beaked. Seeds narrowly obovate to elliptic, apically tapering to one side into a more or less curved beak, 0.5-0.7 mm long. Testa bullate or in places tuberculate, brown. Raphe probably a shallow furrow. Strophiole a narrow strand in raphe along the whole length of the seed, beak included, dark brown. — Pl. 1, 2, 3, 10.

Distribution (Fig. 13, *A*) : N. Vietnam.

Ecology : Information on habitat, altitude, etc. is found on two labels : *Bon 3314*, in nem. collis, 14 Dec. 1886, and *Pocs, Khoi & Tiep 1021*, in silvis rupestris calcareis tropicalis, 250 m, 25 Oct. 1963, which both are specimens in old fruit.

Notes : I have had available only four specimens of *B. multiflorus*, three of which were specimens with old dehisced fruits, and one specimen with buds. In *Bon 3156* the only flower studied was found.

B. multiflorus is a distinct species easily recognizable in fruit because of its dense glomerules of dehisced fruits ending the branches of the thyrse. It seems to be distinct also in flower by the dense indumentum of stipitate glands dorsally on upper part of the filament and lower part of the anther (Pl. 2, *6*).

In the final stage of dehiscence characteristic of *B. multiflorus* the valves in a fruit have bent slightly away from each others and from the placentas which remain as a disengaged central shortly beaked column (Pl. 1, *5*). Few remnants of the hypanthium can be found dorsally on the valves.

The branches of first or second order of the thyrse is about 1-2 cm long. The glomerules ending these branches consist of a number of short branches with a few internodes less than one millimeter long. They again branch at the nodes.

7. **Blastus pauciflorus** (Benth.) Guillaumin

Bull. Soc. Bot. France 60 : 90 (1913).

— *Allomorphia pauciflora* Benth., *in* Hinds, London J. Bot. 1 : 485 (1842).
— *Oxyspora pauciflora* (Benth.) Benth., Fl. Hongk. : 116 (1861).
— *Blastus hindsii* Hance, J. Linn. Soc., Bot. 13 : 103 (1872), *nom. illeg. superfl.*
— *B. ernæ* Hand.-Mazz., Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Anz. 59 : 106 (1922) ; lectotype : *Mell 473*, Kwangtung, Kweiyang, Mandse-schan, A (chosen by Handel-Mazzetti, 1934).
— *B. longiflorus* Hand.-Mazz., *l.c.* : 106 (1922) ; lectotype : *Mell 474*, Kwangtung, Lung-tou-schan, Siudsao (« Schantschou »), chosen by Handel-Mazzetti, 1934.

Type : *Hinds s.n.*, Hong Kong, 1841 (holo-, K).

1.1 m high (only record). Branchlets terete with a dense indumentum of brown one-rowed glandular hairs and some peltate glands when very young, glabrous when older. Petiole of small leaves 0.5-2.6 cm long, petiole of large leaves 1.1-3.2 cm long. Leaf-blade ovate to elliptic ; blade of small leaves 4.1-13.2 cm long, 1.5-5 cm wide, 1.8-2.9 times as long as wide, blade of large leaves 7.6-14 cm long, 3-5 cm wide, 2.1-3.2 times as long as wide ; base cordate or rounded and minutely auriculate ; margin entire ; apex acuminate ; 3-nerved ; both surfaces with one-rowed glandular hairs along nerves, at least at base, under surface with evenly scattered peltate glands on surface itself.

Inflorescence a terminal thyrse up to 13 cm long. Pedicels 1-3 mm long. Hypanthium urceolate to infundibular, 3.8-6 mm long, 1.4-1.8 mm wide, 2.7-3.7 times as long as wide, with yellow peltate or sometimes stipitate glands and some brownish uniseriate glandular hairs. Sepals very shortly connate, lobes triangular or rarely ligulate, thick along middle, 0.6-1.7 mm long. Petals regular, elliptic, acute, not thickened, papillate, 3.4-4.3 mm long, with a few peltate glands in bud, red to pink. Filaments 6-6.5 mm long, with uniseriate brown glandular hairs dorsally ; anthers linear, slightly curved, 6.2-7.4 mm long, base sagittate ; connective broad, ventrally splitting into two diverging, slightly upwards curved and bluntly attenuate lobes, adnate to and smoothly merged with anther sacs and exceeding these in two blunt points. Ovary partially adnate to it for two thirds its own length ; free part rounded, not depressed apically, densely covered with peltate glands around style, less densely on the areas between the anthers in bud. Style 12-13 mm long, basal half with a thin indumentum of short uniseriate glandular hairs.

Fruit urceolate, base attenuate, about 5 mm long and 1.8 mm wide, breaking the hypanthium when dehiscing ; placental column shortly beaked. Seeds cuneate to oblong with a distinct beak at chalaza, 0.5-0.6 mm long. Testa bullate or at places tuberculate to asperulate, light brown to brown. Raphe a narrow furrow. Strophiole restricted to ventral side of hilum area, brown to dark brown. — Pl. 2, 3, 10.

Distribution (Fig. 13, *A*) : China (Kwangtung).

Ecology : The species grows in forests in the shade or at roadsides or in meadows adjoining forests. The soil may be clay or loam. There is only one record of altitude : 545 m. Flowering specimens have been gathered in June to September and in November and December.

Notes : The general outline of the leaf-base is rounded, but there is always a slight notch limited by small rounded lobes. Therefore the base is intermediate between rounded, cordate and auriculate.

Flowering specimens of *B. pauciflorus* are distinct by the sagittate base of the anthers (Pl. 2, 7). The basal diverging and bluntly attenuate parts are mainly a continuation of the dorsal connective. They fully clasp the filament, being shortly connate in front of it. Upwards they merge smoothly with the anther sacs.

B. pauciflorus is related to *B. thaiyongii* and *B. cavaleriei*. Besides by its anthers it differs by its many-celled peltate glands with entire margin. The two latter species have few-celled glands with crenate margin. In *B. cavaleriei* the glands are smaller and darker yellow than in *B. pauciflorus* and *B. thaiyongii*, and on the lower surface of the leaves they occur preferably on the distinct nerves of third order. In the other two species they show no preference for the nerves of third order, but are evenly scattered on the under

surface. *B. cavaleriei* also differs by its ligulate sepals (Pl. 1, *6*). A few specimens of *B. pauciflorus* show that character also, by which *B. cavaleriei* is otherwise readily recognized in bud, flower and fruit.

B. pauciflorus is most closely related to *B. thaiyongii*. Habitually they are much alike, but *B. thaiyongii* differs from *B. pauciflorus* by having smaller floral parts (hypanthium in flower and fruit, filaments, anthers and style) and by the non-sagittate base of the anthers. Besides in *B. thaiyongii* the number of radiating cells of the peltate glands are higher than in *B. pauciflorus* and the margin is crenate.

8. **Blastus thaiyongii** C. Hansen, *sp. nov.*

B. paucofloro *peraffinis, sed antheris non sagittatis et partibus floralibus minoribus differt.*

Type : *Dalziel s.n.*, Thai-Yong, a mountain valley, sixty miles west from the Port of Swatow, July 1901 (holo-, E).

0.6 m high (two records). Branchlets terete, with a dense vestiture of pale brownish-green uniseriate glandular hairs and some peltate glands when young, glabrous when older. Petiole of small leaves 0.3-0.7 mm long, petiole of large leaves 0.6-2.1 mm long. Leaf-blade ovate ; blade of small leaves 2.2-5 cm long, 1.1-2 cm wide, 2-3.1 times as long as wide, blade of large leaves 5.5-9 cm long, 2.1-3.8 cm wide, 2.2-2.7 times as long as wide ; base rounded or rarely cordate, minutely auriculate ; margin distantly serrulate ; apex attenuate ; 3-nerved ; upper surface with a vestiture of pale brownish uniseriate glandular hairs, at least on nerves, under surface with evenly scattered peltate glands and also uniseriate glands at least on nerves.

Inflorescence a terminal thyrse up to 8 cm long. Peduncles 0.5-1.8 cm long. Bracts minute, caducous. Pedicels 1.4-2.7 mm long, longest in fruit. Hypanthium infundibular, thin-walled, 2.7-3.5 mm long, 0.9-1.7 mm wide, with a few pale brown uniseriate hairs and more densely with yellow peltate glands. Sepals connate into a low rim, 0.1-0.2 mm high at sinuses, lobes triangular, thick along middle and bluntly pointed close to apex, 0.5-0.7 mm long. Petals elliptic, 2.2-3.2 mm long, 1.4-1.7 mm wide, lavender (according to the only record). Filaments 4-4.8 mm long, with a thin indumentum of gland-tipped patent hairs ; anthers narrow, slightly curved, 4-4.5 mm long, base cordate, connective broad, inappendiculate or tuberculate dorsally, more or less biauriculate ventrally. Ovary partially adnate to hypanthium for about two thirds its own length, free part rounded, not depressed around style, with yellow peltate glands. Style 7-8 mm long, with some patent gland-tipped hairs on basal half.

Fruit elliptic or urceolate, base acute, 3.5-3.8 mm long, 1.6-1.8 mm wide, 2.1 times as long as wide, top of valves thin, breaking the hypanthium when dehiscing ; placental column shortly beaked. Seeds cuneate with a short blunt beak at chalaza, about 0.4 mm long. Testa bullate, light brown. Raphe a narrow furrow. Strophiole restricted to ventral side of hilum area, brown. — Pl. 2, 11.

Distribution (Fig. 13, *A*) : China (Kwangtung).



Pl. 11. — **A**, **Blastus thaiyongii** C. Hansen ; **B**, **B. cavaleriei** A. Léveillé.

Ecology : The few records indicate that *B. thaiyongii* grows in woods on silt or sand. There are two records of altitude : 600 and 700 m. Flowering and fruiting specimens have been collected in July and September.

Notes : See under *B. pauciflorus*.

9. **Blastus cavaleriei** A. Léveillé

Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg 35 : 395 (1906).

— *Blastus dunnianus* A. Léveillé, Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 9 : 449 (1911) ; type : *Cavalérie 2971*, Kouy-Tchéou, Majo (A, E, K, P).
— *B. spathulicalyx* Hand.-Mazz., Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Nath.-Naturwiss. Kl., Anz. 59 : 107 (1922) ; type : *Handel-Mazzetti 10913*, Kweitschou orient., inter urbes Kutschou et Liping ad margines silvarum circa vicos Dayung et Matang (A, W).
— *B. spathulicalyx* Hand.-Mazz. var. *apricus* Hand.-Mazz., *l.c.* : 107 (1922) ; type : *Mell 638*, Kwangtung, in silva ad austro-occ. jugi Tsatmukugao propre oppidum Lienpieng ad bor.-or. urbis Kanton (photo, A).
— *B. apricus* (Hand.-Mazz.) Li, J. Arnold Arbor. 25 : 19 (1944).
— *B. lii* Nayar, Curr. Sci. 37 : 413 (1968), *nom. nov.* for *B. tomentosus* Li ; type : Kwangsi, Tong Shan (along Kwangtung border), near Sap-luk Po Village, Waitsap Distr. (holo-, A ; iso-, G, P, W).
— *B. tomentosus* Li, *non* Bakh. f., J. Arnold Arbor. 25 : 18 (1944), *nom. illeg.*, later homonym.

Type : *Cavalérie 2676*, Kouy-Tchéou, Tou Chan (holo-, E) ; photo, A.

0.5-1.7 m high. Branchlets slightly flat to terete with a dense low brownish indumentum of branched uniseriate glandular hairs and some peltate glands, rarely also with patent multiseriate gland-tipped hairs when young, terete and more or less glabrous when older. Petiole of small leaves 0.6-2.1 cm long, petiole of large leaves (0.6-) 1.2-2.4 cm long. Leaf-blade ovate ; blade of small leaves (6.6-) 8-14.2 cm long, 3.2-6.7 cm wide, 1.9-2.3 (-3.6) times as long as wide ; blade of large leaves (7.3-) 9.5-17.3 cm long, 3.7-7.7 (-9.5) cm wide, 1.8-2.6 (-3.1) times as long as wide ; base rounded to cordate ; margin entire or rarely distantly serrulate ; apex acuminate ; 5-nerved ; both surfaces with some branched uniseriate glandular hairs at least along nerves, under surface also with peltate glands.

Inflorescence a terminal thyrse from 5.4-11.8 cm long. Pedicels 2-4.5 mm long. Hypanthium narrowly campanulate, thin-walled, 3.4-5.5 mm long, 1.3-2.1 mm wide, 2-3.8 times as long as wide, with yellow peltate glands and minute brown glandular hairs. Sepals very shortly connate, lobes ligulate, thin, 2.1-2.7 mm long, 0.9-1.1 mm wide. Petals ovate, not thickened, glabrous, purplish red. Filaments 4-7.4 mm long, glabrous ; anthers narrow, slightly curved, 4.7-6.8 mm long, base cordate ; connective distinct, usually with a small tubercle dorsally. Ovary partially adnate to hypanthium for almost the whole of its length, apically with 4 low humps, with an indumentum of short thin gland-tipped hairs. Style 7.5-14.3 mm long, glabrous or rarely with small thin gland-tipped hairs on basal half.

Fruit urceolate to fusiform, base attenuate, 4-6 mm long, 2-3.5 mm wide, not breaking the hypanthium when dehiscing, placental column shortly beaked. Seeds narrowly cuneate to oblong to elliptic with a collapsed beak at chalaza, 0.6-1.1 mm long. Testa bullate to

tuberculate, brown. Raphe a furrow, rarely closed. Strophiole at ventral side of base, darker brown than testa. — Pl. 1, 2, 11.

Distribution (Fig. 13, *B*) : China (Kwangtung).

Ecology : The species grows in forests in the shade or by roadsides or streams. The soil may be silt, clay or sand. *B. cavaleriei* has been collected at altitudes from 410-780 m (three records). Flowering specimens have been gathered in June and July, fruiting ones in June to November.

Notes : A rare indumentum in *B. cavaleriei* is patent gland-tipped hairs sometimes found on branchlets, petioles and less densely on longitudinal nerves beneath (see for instance *Tsang 20827* and *22792*). See also notes under *B. pauciflorus*.

TWO RECENTLY DESCRIBED SPECIES

Very late in my work on *Blastus* I noticed in Flora Yunnanica the two new species *B. squamosus* C. Y. Wu & Y. C. Huang and *B. auriculatus* Y. C. Huang. Having since studied the types I agree that the species are distinct from all other *Blastus* species.

Because of their recent publication I decided not to work out descriptions myself, but to give a translation into English of the Chinese descriptions in Flora Yunnanica. C. Chen very kindly did the translations, and I give them here with his permission.

10. **Blastus squamosus** C. Y. Wu & Y. C. Huang

Fl. Yunn. 2 : 101, pl. 26, *6-7* (1979).

Type : *C. W. Wang & Y. Liu 89707*, Yunnan, Funing, 29.5.1940 (holo-, HY).

A much branched shrub 1 m high, with cylindric stem, dense cover of peltate glands. Leaves papery, narrowly elliptic or lanceolate-elliptic, at the base cuneate, at the apex acuminate, 5.5-11 cm long, 2-3.5 cm broad, margins with very small teeth, 3-nerved, the upper surface covered only with papillae, main nerves somewhat concave, the lower surface covered with peltate glands, main nerves convex ; petiole 0.6-1.5 cm long, densely covered with peltate glands. Inflorescence terminal, panicle composed of the compound cymes, with 20-30 flowers, about 8 cm long, inflorescence, pedicel and calyx all covered with peltate glands ; bracts triangular, about 0.5 mm long ; pedicels very short or nearly absent. Calyx cylindric, (3) 4-angled, 5 mm long, lobes 4, rarely 3, triangular, 0.5 mm long. Petals 4, rarely 3, oblong (in flower bud), pinkish, at the apex obtuse or round, 1.5 mm long. Stamens 4, rarely 3, filaments 1 mm long (in flower bud), anthers 4 mm long, connective not swelled. Ovary ovate, adherent to the calyx-tube for about 2/5 of its length, at the apex with 4 small tubercles, covered with peltate glands. Fruit unknown, flowering time May. — Fig. 13, *A* ; Pl. 43.

Habitat : This species has been collected in the mountain forests, at 700 m altitude.



Pl. 12. — **A**, **Blastus squamosus** C. Y. Wu & Y. C. Huang ; **B**, **B. auriculatus** Y. C. Huang.

Notes : It appeared that *Ching 6945* (A, NY, US), which otherwise I could not refer to any species, belongs to *B. squamosus*. I had decided not to describe it as it was a specimen in mature fruit, but only to make a note on it saying that it is certainly related to *B. pauciflorus*, *B. thaiyongii* and *B. cavaleriei*, differing by its acute leaf base, by its few flowered lax and somewhat nodding infrutescence and by its seeds, which apically have a hollow prolongation. Having seen the type I still consider the species related to the above three species, rather than to *B. cochinchinensis* as given in the diagnosis. This problem may be solved when flowering specimen will be available.

To Chen's description can be added the following note on the fruit and a description of the seeds :

Fruit elliptic. Seeds narrowly cuneate to oblong with no beak or an indistinct beak at chalaza, apically prolonged and filled with air, usually 1.1-1.3 mm long, but some less than 1 mm long, light brown. Raphe a furrow. Strophiole a thin strand along basal part of raphe, brown.

11. **Blastus auriculatus** Y. C. Huang

Fl. Yunn. 2 : 103, pl. 26, *4-5* (1979).

Type : Bureau of Reclaim and Plantation of Yunnan no. 43, Yunnan, Hekou (Hokow), June 1953 (holo-, HY).

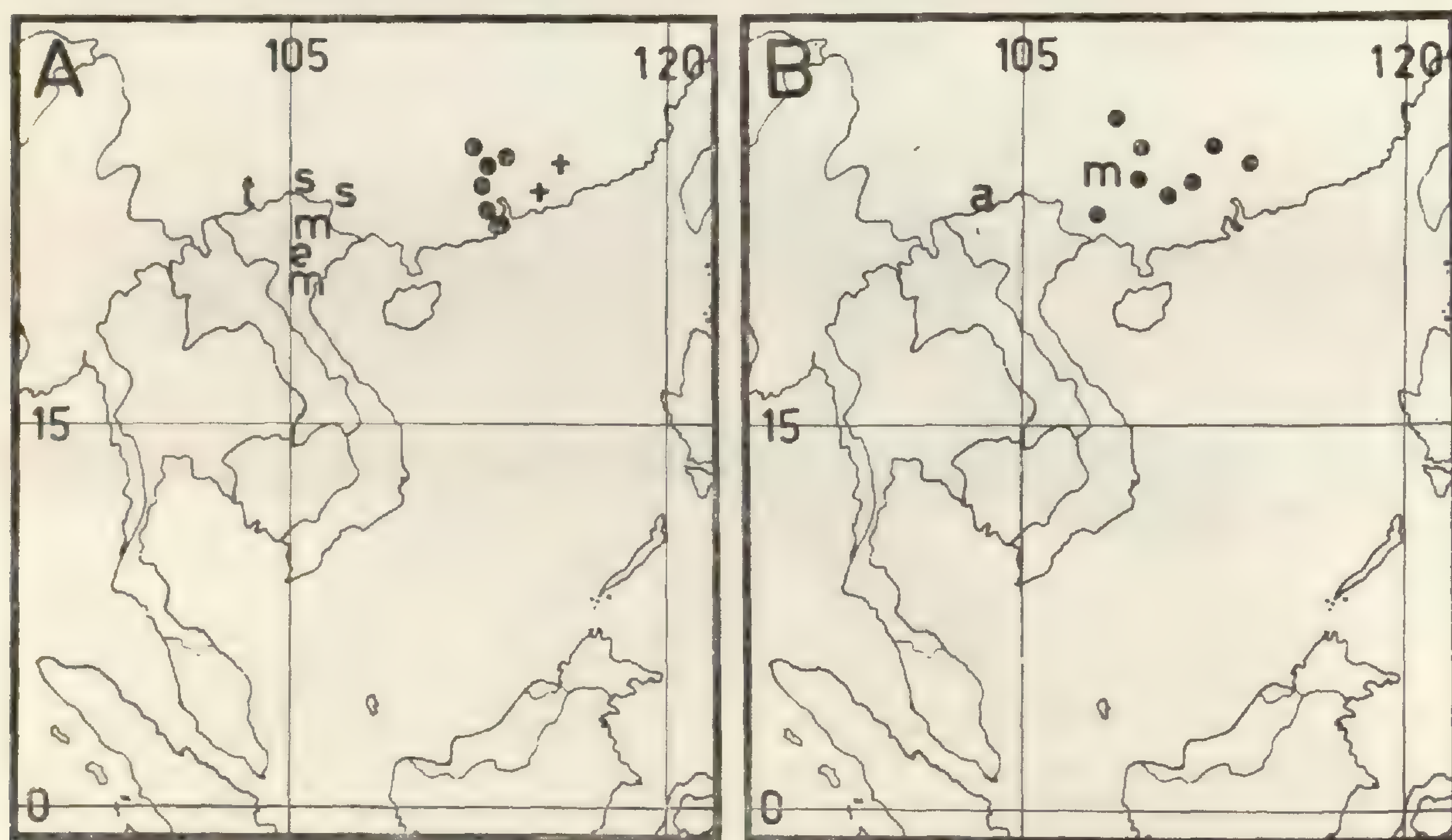


Fig. 13. — Total distributions. **A** : ●, **Blastus pauciflorus** (Benth.) Guillaumin ; +, **B. thaiyongii** C. Hansen ; m, **B. multiflorus** (Cogn.) Guillaumin ; e, **B. eglandulosus** Stapf ex Spare ; t, **B. tsaii** Li ; s, **B. squamosus** C. Y. Wu & Y. C. Huang. — **B** : ●, **B. cavaleriei** A. Léveillé ; a, **B. auriculatus** Y. C. Huang ; m, **B. mollissimus** Li.

A much branched shrub with cylindric stem. Young branches usually densely covered with peltate glands. Young leaves covered on both sides with peltate glands, afterward glands fallen away except on main nerves ; blade papery, fiddle-elliptic, at the base auriculate, at the apex acuminate, 13.5-24 cm long, 4.5-8 cm broad, margins entire, nearly sessile, 3-nerved, nerves elevated on under side. Inflorescence axillary, pedicel and calyx covered with peltate glands, pedicels about 2 mm long. Calyx funnel-shaped about 3.5 mm long, having a slightly sinuous margin, 4-toothed, mucronate, tooth about 0.5 mm long. Petals white, ovate, about 2.2 mm long, at the apex acuminate, glabrous. Stamens 4 of the same length, filaments about 2 mm long, anthers narrowly lanceolate, about 3.5 mm long, reddish, connective prolonged into a short collar, ventrally mucronate. Ovary adherent to the calyx-tube for about 2/5 of its length, at the apex 4 little tubercles, more or less covered with glands. Capsule elliptic, calyx persistent, longer than the capsule, at the middle contracted, about 3.5 mm long, 2 mm diam., densely covered with peltate glands. Flowering in June. — Fig. 13, *B* ; Pl. 12.

Habitat : This species has been collected in forests or in growth of bamboos in the mountains, at 200 m altitude.

DOUBTFUL SPECIES

Blastus setulosus Diels, Bot. Jahrb. Syst. 65 : 106 (1932) ; type : *Sin & Whang 686*, Kwangsi, Yao Shan (not seen).

Blastus tenuifolius Diels, Bot. Jahrb. Syst. 65 : 105 (1932) ; type : *Sin 3742*, Kwangsi, Yao Shan (not seen).

No material has been available of the above two species. According to the protologues they do belong to *Blastus*, unless the squamulose glands mentioned there are not true *Blastus* glands. Because of the sessile axillary inflorescence they are probably related to *B. cochinchinensis* and *B. mollissimus*. They may even be conspecific with the latter (see notes there).

EXCLUDED NAMES

Blastus fengii Hu = **Sporoxeia latifolia** (Li) C. Y. Wu & Y. C. Huang, Flora Yunnanica 2 (1979).

Blastus hirsutus Li = **Sporoxeia hirsuta** (Li) C.Y. Wu, Flora Yunnanica 2 (1979).

Blastus hispidissimus Ridley, Kew Bull. : 33 (1946) = **Anerincleistus hispidissimus** (Ridley) C. Hansen, *comb. nov.* ; lectotype (chosen here) : *Hose 161*, Entoyut River, Baram Distr., Sarawak, E ; iso-, BM.

Blastus latifolius Li = **Sporoxeia latifolia** (Li) C. Y. Wu & Y. C. Huang, Flora Yunnanica 2 (1979).

Blastus lyi A. Léveillé = **Fordiophyton faberi** Stapf.

Blastus mairei A. Léveillé = **Bredia yunnanensis** (A. Léveillé) Diels.

Blastus membranifolius Li = **Neodriessenia membranifolia** (Li) C. Hansen (1980).

Blastus yunnanensis A. Léveillé = **Bredia yunnanensis** (A. Léveillé) Diels.

ACKNOWLEDGEMENTS : I wish to thank anyone who has helped in the preparation of this manuscript by typing, by operating the scanning electron microscope, by making photographic prints etc. CHEN CHEIH, Kunming, has provided the English translations of the descriptions of *B. auriculatus* and *B. squamosus*. Anne FOX MAULE, Copenhagen, has translated into Latin the diagnosis of *B. thaiyongii*. The following herbaria have kindly lent herbarium material : A, ABD, BM, BR, E, G, HBG, HY, K, KLU, KYO, L, NY, P, PE, S, SAR, UPS, US, W.

LITERATURE

HANSEN, C., 1979. — A revision of the genus Sarcopyramis Wall. (Melastomataceæ). *Botanisk Tidsskr.* 73 : 177-183.

HANSEN, C., 1980. — A revision of Barthea. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 38 : 489-493.

HANSEN, C. & WICKENS, G. E., 1981. — A revision of Ochthocharis (Melastomataceæ) including Phæoneuron of Africa. *Kew Bull.* 36 : 13-29, pl. *2, 3.*

UPHOF, J. C. T., 1962. — Plant hairs. *In Handbuch der Pflanzenanatomie* Band IV, Teil 5.

INDEX TO SPECIMENS

au	*B. auriculatus*	eg	*B. eglandulosus*
bo	*B. borneensis*	mo	*B. mollissimus*
bo-eb	*B. borneensis* var. *eberhardtii*	mu	*B. multiflorus*
bo-pu	*B. borneensis* var. *pulverulentus*	pa	*B. pauciflorus*
bo-st	*B. borneensis* var. *stellulatus*	sq	*B. squamosus*
ca	*B. cavaleriei*	th	*B. thaiyongii*
co	*B. cochinchinensis*	ts	*B. tsaii*

d'Alleizette s.n., Tonkin, Mont Bavi, Juill. 1908 (bo) (L) ; *s.n.*, rég. de Chau Doc, Juin 1909 (bo) (P) ; *s.n.*, Cambodge, forêt de Pnom Penh, Juin 1909 (bo) (P) ; *s.n.*, Cochinchine, env. de Bien Hua, Juin 1909 (bo) (L) ; *s.n.*, Tonkin, env. de Ninh-Vinh, Mai 1909 (bo-eb) (L) ; *2416* (pa) (L) ; *2419* (co) (L) ; *Ashton 13983* (bo) (K, L, SAR) ; *19793* (bo) (K, L, SAR) ; *Atmodjo 69* (bo-pu) (L) ; *Balansa 1424* (co) (A, BR, G, P) ; *3505* (co) (K, P) ; *3508* (co) (K, P) ; *3509* (mu) (BR, GH, K, NY, P) (type) ; *3516* (eg) (P) ; *3517* (eg) (G, GH, K, NY, P) (type) ; *3521* (co) (L, P) ; *4054* (co) (G, K, P, US) ; *Balgooy 2608* (bo) (NY) ; *Banying ak Nyodong 19178* (bo) (L, SAR) ; *Barnard 20* (co) (BM) ; *Bartlett 6735* (bo) (G, K, L, NY, US) ; *Beccari 1403* (bo) (BR, FI, K, P) (type) ; *Beusekom & Phengkhlai 864* (bo-st) (AAU, C, K, L, P) ; *Bodinier 2170*, see *Cavalérie* ; *Bon 3314* (mu) (P) ; *4791* (mu) (P) ; *Brandis s.n.*, Nambar Forest, Solaghat, March 1879 (co) (HBG) ; *Brooke 9746* (bo) (G, L, SAR) ; *Bünnemeyer 1141* (bo) (L) ; *3206* (bo) (L, P, W) ; *5361* (bo) (L) ; *Bureau of Reclamation and Plantation of Yunnan 43* (au) (HY) (type) ; *Canton Christian College 93* (co) (GH, US) ; *1462* (pa) (A) ; *3090* (co) (A, G) ; *12617* (pa) (A, E, P, S, US, W) ; *12891* (pa) (A, E, P, S, US, W) ; *Cavalérie s.n.* (or *2971* ?), Chine : Kouy-Tchéou, Ma-jo, VII.08 (ca) (E) (type ?) ; *s.n.*, Kouy-Tcheou (ca) (P) ; *herb. Bodinier 2170* (ca) (P) ; *2676* (ca) (A, E) (type) ; *2971* (ca) (A, E, K, P) (type) ; *3609* (co) (P) ; *Chao 1692* (ca) (PE) ; *C. Chen 91338* (co) (A) ; *L. Chen 67* (co) (A) ; *Chevalier 38760* (bo-eb) (P) ; *Chew Wee-Lek 374* (bo) (E, G, K, SAR) ; *Chew, Corner & Stainton 504* (bo) (A, K) ; *1194* (bo) (K) ; *Ching 6555* (co) (NY, US) ; *6945* (sq) (A, NY, US) ; *8382* (ca) (A, NY, US) ; *Chuang 3166* (co) (L, NY) ; *3884* (co) (L, NY) ; *N. K. Chun & Tso 43907* (co) (NY, W) ; *W. Y. Chun 5570* (pa) (E) ; *5751* (pa) (A) ; *6330* (co) (A, US) ; *6504* (co) (A, US) ; *6555* (co) (A) ; 7381 (pa) (E) ; *H. H. Chung 1374* (co) (A, E, K) ; *2969* (co) (A, BM, E, K, W) ; *3317* (co) (A, E, K, W) ; *3702* (co) (A) ; *6865* (co) (A) ; *Chin See*

Chung 599 (bo) (KLU) ; Z. S. Chung 38552 (ca) (A) ; 81771 (ca) (A) ; Clemens 3255 (bo) (P) ; 3418 (bo-eb) (G, P, W) ; 4033 (bo) (K, NY, P) ; 4285 (bo-eb) (P) ; 7707, see 20928 ; 10337 (bo) (A) ; 20928 (bo) (A, K, L, NY, P, SAR) ; 27064 (bo) (A, G, K, L, NY) ; 27837 (bo) (A, G, HBG, K, NY) ; 30284 (bo) (A, G, HBG, K, L, NY) ; 30285 (bo) (A, G, K, L, NY) ; 30343 (bo) (A, G, HBG, K, L, NY) ; 31060 (bo) (A, L, NY) ; 31386 (bo) (NY) ; 32420 (bo) (A, G, HBG, K, L, NY) ; Clarke 37904 (co) (G, K) ; Cockburn 7461 (bo) (K, L) ; collector in Chinese 00204 (bo) (PE) ; 00208 (co) (PE) ; 00718 (ca) (PE) ; 1027 (co) (PE) ; 1203 (ca) (PE) ; 2419 (ca) (PE) ; 4223 (ca) (PE) ; 7370 (pa) (PE) ; 7481 (pa) (PE) ; 8604 (pa) (PE) ; 8718 (co) (PE) ; 12050 (co) (PE) ; 58152 (ca) (PE) ; 808597 (ca) (PE) ; Corner 29304 (bo) (A, K) ; 30655 (bo) (K, S) ; Dalziel s.n., Swatow, Thai-Yong, 15.9.1898 (th) (E, K) ; s.n., China, Swatow, Thai-Yong, 5.9.1899 (co) (E) ; s.n., Swatow, Thai-Yong, Jul. 1901 (th) (E) (type) ; Döderlein s.n., Liu-kiu, Amemi, Osima (co) (BR) ; Dunn 345 see Hong Kong herb. 2708 ; Eberhardt 2031 (bo) (P) ; 2796 (bo) (E, P) ; 3660 (eg) (P) ; 4955 (bo-eb) (P) (type) ; 5031 (bo-eb) (P) (type) ; 5070 (eg) (K, P) syntype ; Elbert 3205 (bo) (A, L) ; Endert 3132 (bo) (A, K, L) ; 3909 (bo) (A, K, L) ; Esquirol 967 (co) (A, E, G) (type) ; 6433 (co) (P) ; Faurie 73 (co) (P, W) ; 434 (co) (P, W) ; 3805 (co) (A, G, P) ; Ford s.n, Hainan, 30.5.1893 (co) (NY, US) ; 77 (pa) (K, P) ; Furuse s.n., Isl. Yaku-shima, 13.8.1961 (co) (A, S) ; s.n., Is. Yaku-shima, 21.5.1962 (co) (A) ; Gibbs 4119 (bo) (K) ; Gressitt 245 (co) (A, G, K, L, NY, S) ; 1576 (pa) (A, E, G) ; 1698 (co) (A, E, G) ; Griffith 2267 (co) (BR, GH, K, L, W) ; Griswold 72 (bo) (A, US) ; Hallier 428 (bo) (L) ; 3158 (bo) (L) ; Hance s.n., Prov. de Canton (co) (BR) ; 11352, see Sampson & Hance ; 13762 (co) (GH, K, P) ; Handel-Mazzetti 10913 (ca) (A, W) (type) ; Haniff & Nur 8060 (bo) (K) (type) ; B. Hansen & Smitinand 12106 (bo-st) (C) ; C. Hansen 361 (bo) (C) ; 412 (bo) (C) ; Harmand 1243 (herb. Pierre 3299) (bo) (P) ; Hatusima 19587 (co) (L) ; Hatusima & Sako 23811 (co) (L) ; Haviland 130 (c.m.m.w.) (bo) (K, SAR) ; 131 (c.l.m.r.) (bo) (K, SAR) ; 540 (bo) (K) ; 1280 (bo) (K) ; 1714 (bo) (SAR) ; Haviland & Hose 131 (bo) (L) ; Hayashi 21224 (co) (A) ; herb. Yunnan University 609 (au) ; 7280 (au) ; Hewitt s.n., Sarawak, Matang, April 1908 (bo) (SAR) ; Hinds s.n., Hong Kong 1841 (pa) (K) (type) ; Holttum 10952 (bo) (A) ; Hong-kong Herbarium 2708 (co) (A) ; Hose 161 (p. 73) (BM, E) (type) ; Hosoyamada s.n., Isl. Amami-Oshima, 29.7.1927 (co) (A) ; How 72223 (co) (S) ; Hu 9969 (co) (K, US) ; 10582 (pa) (K, US) ; 10666 (co) (K, US) ; Huang 894 (co) (L) ; Ilias & al. 34161 (bo) (K, SAR) ; Iwatsuki, Koyama, Hutoh & Chintaungkun 14509 (bo-st) (KYO) ; 14518 (bo-st) (C) ; 14536 (bo-st) (C) ; 14620 (bo-st) (C) ; Jacobson 384 (bo) (L) ; Kanehira 21311 (co) (A) ; Kawagoe s.n., Isl. Amami-oshima, 18.8.1912 (co) (US) ; Keng s.n., Taiwan, 26.10.1950 (co) (A, E, L, US) ; Kepong Field No. 71666 (bo) (K) ; Kerr 15447, (bo-st) (ABD, BM, C, E, K) ; 19166 (bo) (A, BM, C, K, L, P) ; King's collector 553 (bo) (G, K, P, W) (type) ; 2626 (bo) (E, L, P) ; Kjellberg 1814 (bo) (S) ; Kloss s.n., Selangor, Feb. 1912 (bo-pu) (K) (type) ; Lakshnakara 672 (bo) (BM, K) ; S. K. Lau 803 (pa) (A, NY, P) ; 1621 (co) (A, NY, P) ; 1997 (pa) (A) ; 2582 (co) (A) ; 3863 (co) (A, P, S) ; 3951 (pa) (A, G, S, US) ; 27355 (co) (A) ; 28661 (ca) (A) ; S. Y. Lau 20189 (co) (K, L, NY, W) ; Lei 235 (co) (A, K, L, NY, P, US, W) ; 671 (co) (K, L, NY, P, US, W) ; Levine, see Cant. Christ. Coll. 3090 ; Levine & Groff, see Cant. Christ. Coll. 93 ; Liang 60525 (co) (PE) ; 62077 (co) (NY) ; 62607 (bo) (A, NY, P, S, US) ; 62664 (bo) (NY, P, US) ; 69596 (co) (A) ; 69966 (ca) (A) ; 70037 (co) (A) ; Ling Yong 5013 (pa) (PE) ; Liou 854 (co) (NY) ; 7473 (co) (PE) ; Liu & Father 822 (ca) (PE) ; Lörzing 5666 (bo) (K, L, P) ; 5203 (bo) (L) ; 14057 (bo) (A, K) ; Loureiro s.n. (co) (BM) (type) ; Low s.n., Perak (bo) (W) ; Machado 11587 (bo) (K) (type) ; McClure 520 (th) (A, G, K, US) ; 8134 (co) (A) ; 9693 (co) (C, E, G, K, P) ; Masamune s.n., Yakusima, 29.8.1926 (co) (NY) ; Masters s.n., Assam (co) (GH, K) (type) ; Mell 473 (pa) (A) (type) ; 474 (pa) (type) ; 475 (pa) (A) (type) ; 638 (ca) (A) (type) ; 703 (pa) (A) (type) ; Merrill 10743 (pa) (A, NY) ; Moysey & Kiah 33644 (bo) (A) ; Murthy & Ashton 22661 (bo) (K, L, SAR) ; native collector s.n., Sarawak, 3.9.1893 (bo) (SAR) ; E 229 (bo) (E, P, SAR) ; 1709 (bo) (A, P, US) ; Ng 5329 (bo) (K, L) ; E. Nielsen 1181 (bo) (C) ; I. Nielsen 301 (bo) (AAU) ; Nur 32739 (bo) (A) ; Oldham 119 (co) (GH, K) ; Pételot 4877 (eg) (NY) ; 7110 (bo) (P) ; 7112 (eg) (P) ; 7115 (eg) (P) ; 7143 (co) (P) ; Pickles 3671 (bo) (L, SAR, US) ; Pickles & Topin 2927 (bo) (L, SAR, US) ; Pierre 3299, see Harmand 1243 ; Pocs, Khoi & Tiep 1021 (mu) (P) ; Poilane 1185 (bo) (P) ; 1577 (bo-eb) (P) ; 3335 (bo-eb) (P) ; 7400 (bo) (P) ; 7987 (bo) (P) ; 10264 (bo) (P) ; 23534 (co) (P) ; 24898 (co) (P) ; 27673 (bo) (P) ; 277484 (bo) (P) ; 29137 (bo-eb) (P) ; 29487 (bo) (P) ; 29716 (bo-eb) (P) ; 32951 (bo-eb) (P) ; Prain's collector s.n., Assam, June 1898 (co) (UPS, W) ; Price 240 (bo) (K) ; 709 (co) (K) ; 1130 (co) (K) ; 1200 B (ca) (K) ; 1201 (ca) (K) ; Rahmat Si Boeea 7336 (bo) (A, S, US) ; 7610 (bo) (A, S, US) ; 8506 (bo) (A, L, NY, US) ; 8630 (bo) (A, L, NY, US) ; 9128 (bo) (A, G, L, NY, US) ; 9189 (bo) (A, G, L, NY, US) ; Rahmat Si Toroes 4803 (bo) (A, L, NY, US) (type) ; 5232 (bo) (L, NY, S, US) ; Reporter on Economic Products to the Government of India 11075 (co) (K) ; Ridley s.n., Kelantan (bo) (K) ; 2240 (bo) (BR) ; 2947 (bo) (BR) ; 7304 (bo) (K) ; 7328 (bo) (K) ; 13549 (bo) (K) ; Sampson & Hance 11352 (pa) (BR, GH, K, P, W) ; Sasahi s.n., Taiwan, 30.8.1929 (co) (US) ; Scortechini s.n., Perak (bo) (G, HBG, US) ; 245 (bo) (G, P) ; 316 (bo) (A, ABD, E, HBG) ; 405 (bo) (L, P) ; Shah 1407 (bo) (L) ; Shah & Noor 931 (bo) (A, K, SAR) ; 1812 (bo) (A, C, L, SAR) ; 1981 (bo) (A, C, L) ; Sibat ak Luang 21975 (bo) (K, L, P, SAR) ; Sin 3742 (p. 73) (type) ; 9954 (ca) (NY) ; Sin & Whang 686 (p. 73) (type) ; Sinclair & Kiah 6184 (bo) (E) ; Sinclair, Tassim & Sisiron 9225 (bo) (E, K, L) ; Smith 721 (bo-st) (ABD, GH, K, NY, US) (type) ; Smitinand 10930 (bo) (L) ; Steenis 6283 (bo-pu) (K, L) (type) ; 20593 (co) (L) ; Steward & Cheo 776 (co) (A, G, NY, P, S, W) ; Stone 6468 (bo) (K, L) ; 8399 (bo) (KLU) ; Suzuki s.n., Formosa, 12.7.1929 (co) (A) ; Symington & Kiah 28820 (bo) (K) ; 28918 (bo) (K) ; Taam 23 (ca) (A) ; 339 (pa) (A) ; 921 (pa) (A) ; 1843 (co) (G, NY, US) ;

Tagawa, Iwatsuki & Fukuoka 4648 (bo-st) (KYO) ; *4854* (bo-st) (C) ; *4868* (bo-st) (KYO) ; *Tamura, Shimizu & Chao 20038* (co) (BR) ; *Tamura, Shimizu & Kao 21470* (co) (E) ; *Tanaka 345* (co) (A, P, W) ; *Tanaka & Shimada 11156* (co) (BR, C, E, G, HBG, NY, P, S, UPS, US) ; *Tang 1497* (co) (A) ; *2307* (co) (A) ; *Tang Siu Ging 13209* (co) (A) ; *Teysmann 8662* (bo) (BR) (type) ; *Thorel 3340* (by mistake *3240* and *3540*) (eg) (P) (syntype) ; *To & Tsang 12617*, see Cant. Christ. Coll. ; *12891*, see Cant. Christ. Coll. ; *Togasi 1470* (co) (A, BR, C, E, G, K, NY, P, UPS, US, W) ; *Tsai 60813* (ts) (A, P, S) (type) ; *K. H. Tsai 941* (au) ; *Tsang 283* (co) (A, E, G, K, NY, S, US) ; *514* (co) (A, K, P, US) ; *20827* (ca) (A, L, NY, W) ; *20827* (pa) (K) ; *21099* (co) (A, K, NY, P, S) ; *21567* (th) (A, K, NY, P, S) ; *21639* (co) (A, K, NY, P, S) ; *22463* (co) (A, P, S) ; *22792* (ca) (A, G, P, W) (type) ; *22970* (co) (A, G, P) ; *24134* (co) (A, NY) ; *25557* (pa) (A) ; *25751* (co) (A) ; *26555* (co) (C, E, K, P) ; *27217* (co) (A, C, E, K, P) ; *27861* (ca) (A, US) ; *27946* (ca) (A, US) ; *28442* (ca) (A, US) ; *29117* (co) (A, C, K, P) ; *29263* (co) (A, C, E, K, P) ; *29868* (co) (C, E, K, L, P) ; *30241* (co) (A, C, E, K, L, P) ; *Tsang & Fung 316* (co) (A, K, NY) ; *Tsang & Wong 2450* (pa) (A) ; *Tsiang 739* (co) (A, E, G, K, P, US) ; *1241* (ca) (A) ; *1569* (co) (E, NY) ; *1683* (pa) (PE) ; *2759* (co) (NY) ; *Tso 20380* (co) (NY) ; *21030* (ca) (K, NY) ; *Tsoong 4310* (pa) (A) ; *C. Wang 33230* (co) (G, K, NY) ; *34528* (co) (NY) ; *35285* (co) (E, NY) ; *36376* (co) (A, NY) ; *40050* (mo) (A) (type) ; *C. W. Wang & Y. Liu 89207* (sq) (HY) (type) ; *Y. K. Wang 2864* (pa) (NY) ; *Warburg 5713* (co) (K) ; *Whitmore 4779* (bo) (L) ; *Wilford 530* (co) (K) (type) ; *Wilson 9966* (co) (A, K, US) ; *11205* (co) (K, US) ; *Winkler 908* (bo) (HBG) ; *Wray 2984* (bo) (K) ; *3383* (bo) (P) ; *Wright 478* (co) (GH, K, NY, P, US) (type) ; *Yamamoto & Mori s.n.*, Formosa, 2.11.1932 (co) (US) ; *Yates 1336* (bo) (L, NY, P) ; *2355* (bo) (A, NY, P).

INDEX

Names in bold type are new taxa described in this account. *Names in italics* are synonyms.

Allomorphia Blume, 43, 44.
  multiflora Cogn., 63.
  pauciflora Benth., 65.
Anerincleistus Korth., 43, 44.
  hispidissimus (Ridley) C. Hansen, 73.
Anplectrum A. Gray
  parviflorum Benth., 49.
Barthea Hook. f., 44.
Blastus Lour.
  apricus (Hand.-Mazz.) Li, 69.
  auriculatus Huang, 48, 71, 72.
  borneensis Cogn., 49, 55.
    var. borneensis, 46, 47, 50, 54, 58, 60.
    var. **eberhardtii** (Guillaumin) C. Hansen, 46, 47, 58, 59, 60.
    var. **pulverulentus** (Ridley) C. Hansen, 47, 58, 60, 61, 62.
    var. **stellulatus** (Geddes) C. Hansen, 46, 58, 59, 60.
  caudatus Spare, 58.
  cavaleriei A. Léveillé, 46, 47, 49, 68, 69, 72.
  cochinchinensis Lour., 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52.
  cogniauxii Stapf, 58.
    var. *caudatus* (Spare) Nayar, 58.
  dunnianus A. Léveillé, 69.
  eberhardtii Guillaumin, 58.
  eglandulosus Stapf ex Spare, 49, 61, 62, 72.
  ernæ Hand.-Mazz., 65.
  fengii Hu, 73.
  hindsii Hance, 65.
  hirsutus Li, 73.
  hispidissimus Ridley, 73.
  latifolius Li, 73.
  lii Nayar, 69.
  longiflorus Hand.-Mazz., 65.
  lyi A. Léveillé, 73.
  mairei A. Léveillé, 74.
  marchandii A. Léveillé, 49.
  membranifolius Li, 74.
  mollissimus Li, 48, 53, 54, 72.
  multiflorus (Cogn.) Guillaumin, 46, 47, 49, 50, 63, 64, 72.
  parviflorus (Benth.) Triana, 49.
  pauciflorus (Benth.) Guillaumin, 45, 47, 49, 50, 64, 65, 72.
  pulverulentus Ridley, 61.
  setulosus Diels, 53, 73.
  spathulicalyx Hand.-Mazz., 69.
    var. *apricus* Hand.-Mazz., 69.
  squamosus Wu & Huang, 50, 70, 71, 72.
  stellulatus Geddes, 60.
  sumatranus Merr., 58.
  tenuifolius Diels, 53, 73.
  thaiyongii C. Hansen, 47, 49, 67, 68, 72.
  tomentosus Bakh. f., 61.
  tomentosus Li, 69.
  tsaii Li, 48, 52, 53, 72.
  yunnanensis A. Léveillé, 74.
  yunnanensis Li, 53.
Blastus Lour.
  sect. *Desmoblastus* Diels, 45.
  sect. *Thyrsoblastus* Diels, 45.
Bredia Blume, 43.
  yunnanensis (A. Léveillé) Diels, 74.
Driessenia Korth., 43.
Fordiophyton Stapf
  faberi Stapf, 73.
Neodriessenia Nayar, 43.
  membranifolia (Li) C. Hansen, 74.

Ochthocharis Blume, 44.
parviflora Cogn., 58.
Oxyspora DC., 43. 44.
pauciflora (Benth.) Benth., 65.
Oxysporeæ Triana, 44.
Sarcopyramis Wall., 44.
Sonerileæ Triana, 44.
Sporoxeia W. W. Smith
hirsuta (Li) Wu, 73.
latifolia (Li) Wu & Huang, 73.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
Section B, *Adansonia*, nos 1-2 : 79-84.

Phyllantheæ de *Madagascar.*
III : Une nouvelle espèce du genre *Meineckia* Baillon

J. F. Brunel & J. Roux

Résumé : Description de *Meineckia websteri*, nouvelle espèce malgache, récoltée dans les fourrés forestiers du Sud, près de Fort-Dauphin.

Summary : *Meineckia websteri*, a new malagasy species from the southern forest, near Fort-Dauphin, is described.

J. F. Brunel, Laboratoire de Biologie Végétale, Université du Bénin, B.P. 1515, Lomé, Togo ; et Laboratoire de Morphologie Expérimentale, Institut de Botanique, Université L. Pasteur, 67083 Strasbourg Cedex.
J. Roux, Laboratoire de Morphologie Expérimentale, Institut de Botanique, Université L. Pasteur, 67083 Strasbourg Cedex.

Au cours de nos voyages au sud de Madagascar, nous avons pu récolter, dans les fourrés de Vinanibe, près de Fort-Dauphin, une Phyllanthée que les flores ne permettent pas d'identifier. Ces caractères la rattachent toutefois au genre *Meineckia* Baillon (1856), synonyme prioritaire, comme l'a souligné Webster (1965), du genre *Cluytiandra* Muell. Arg. (1864). L'ouvrage de Léandri (1958) sur les Euphorbiacées malgaches et comoriennes, qui, pour sa part, ne retient pas encore le genre *Meineckia*, permet d'ailleurs de situer la plante considérée comme un *Cluytiandra*.

Cette plante présente donc les critères généraux propres aux *Meineckia* Baillon. Ses fleurs sont en effet apétales, avec des lobes calycinaux uninerviés et un disque glanduleux annulaire. Les fleurs mâles ont des filets staminaux partiellement soudés en colonne et présentent un pistillode. Les graines ont une surface fovéolée, dont les dépressions, plus ou moins importantes, se répartissent dorsalement en lignes longitudinales.

Mais à ces traits génériques s'ajoute tout un ensemble de caractères originaux, qui ne correspondent à aucun des *Meineckia* présentement connus et analysés dans la monographie de Webster (1965), ni à aucun des exsiccata actuellement identifiés dans les collections malgaches, notamment celles du Muséum de Paris.

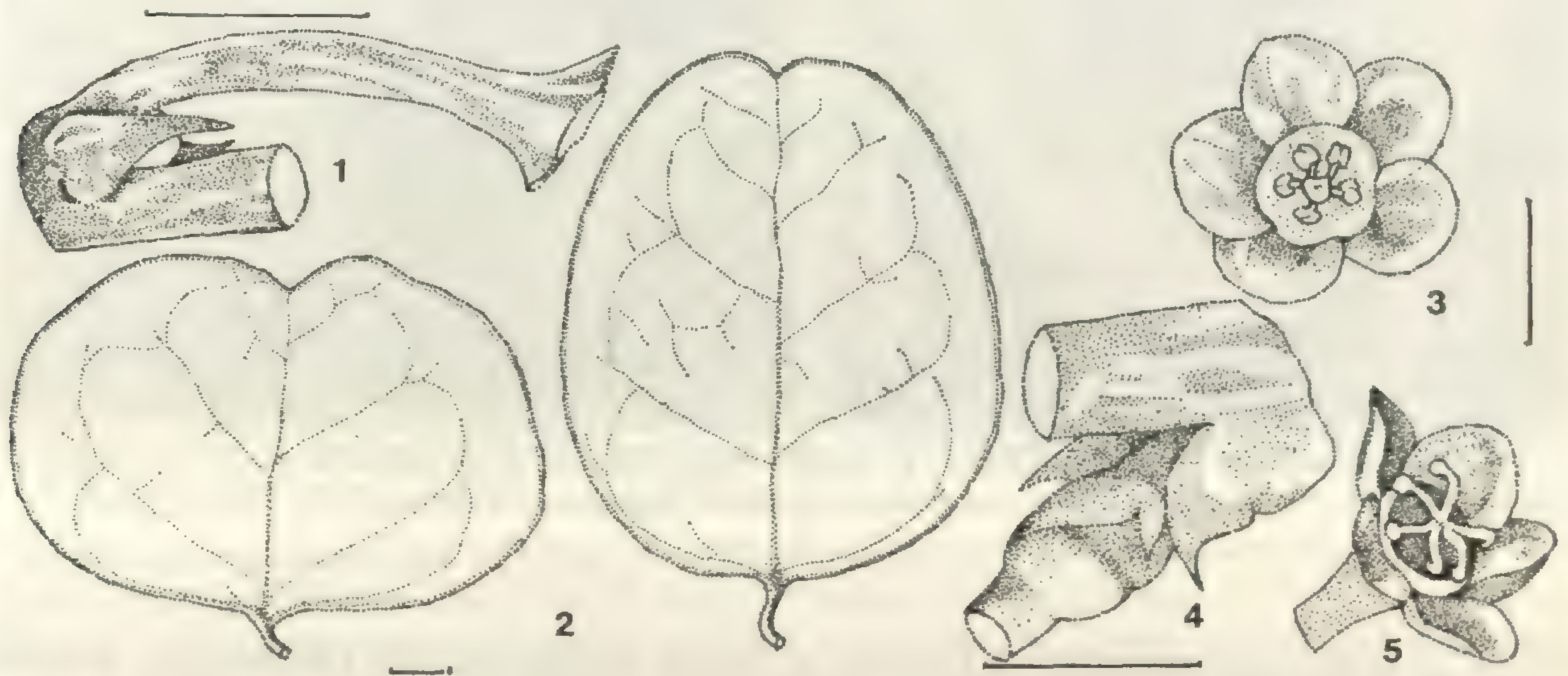
La plante envisagée est en effet un petit arbuste aux axes monopodiques, cylindriques, et à écorce grisâtre lenticellée. Ces axes sont plagiotropes, à phyllotaxie distique (Pl. 1). Les feuilles, à pétiole long de 1,5-4,5 mm, à stipules longs de 0,8-1 mm et larges à la base de 0,5-0,6 mm, ont un limbe membraneux, en coin à la base, émarginé à l'apex, et de forme ovale-deltoide (Pl. 1 ; 2, *1*, *2*). Ce limbe, de 3-22 × 5-15 mm, est parcouru par une nervure médiane non terminée en mucron, et dont divergent 3-4 paires de nervures secondaires, bien visibles à la face inférieure. Ces plantes sont dioïques ; les pieds femelles paraissent



Pl. 1. — **Meineckia websteri** Brunel & Roux : **a**, polymorphisme foliaire ; feuilles détachées (*Brunel 3612*) ; **b**, fragment de pied mâle (*Brunel 2164*). Le trait représente 10 cm.

plus robustes que les sujets mâles. Les fleurs, axillaires, sont situées sur les ramules de l'année, les femelles étant solitaires et les mâles groupées en petites cymules bi- ou triflores.

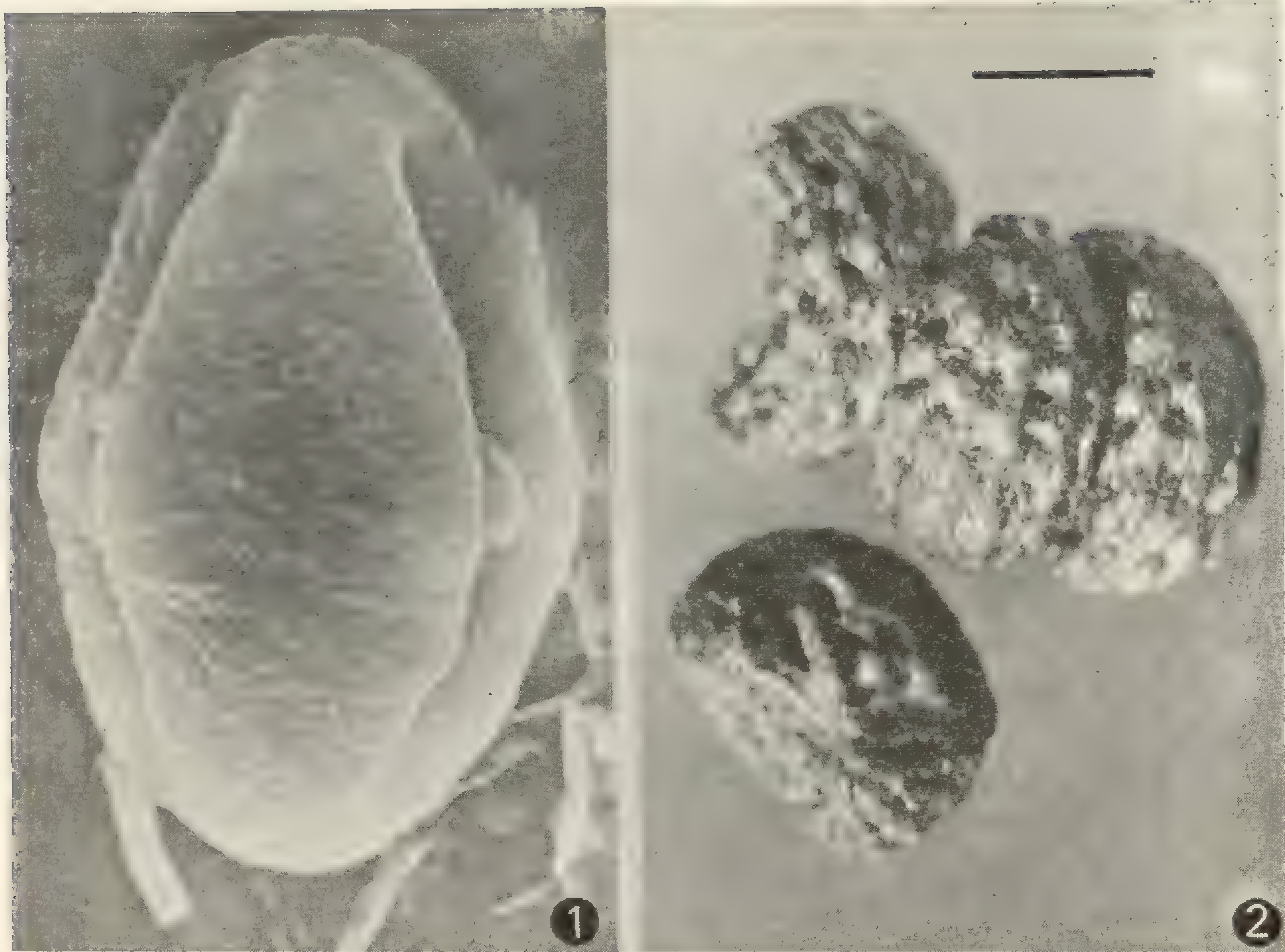
Les fleurs mâles (Pl. 2, *3*) ont un pédicelle filiforme long de 3,5-4,2 mm. Les 5 lobes du périanthe, longs de 1-1,2 mm et larges de 0,9-1 mm, sont ovales, à marge jaune pâle, avec une nervure médiane vert pâle. Le disque, de 1-1,1 mm de diamètre, est lui aussi de couleur jaune pâle. Les 5 filets staminaux, unis en colonne sur une longueur de 0,15-0,25 mm sont, distalement, libres sur 0,2-0,25 mm, et portent des anthères longues de 0,15-0,2 mm. Le pistillode, faiblement trilobé, atteint une longueur de 0,15-0,2 mm. Le pollen (Pl. 3, *1*), tricolporé, a un diamètre polaire de 24-28 µm et un diamètre équatorial de 15-23,5 µm. L'exoaperture est un sillon fin et long, tandis que l'endoaperture est complexe : elle forme un pore à zone médiane de 3,5-4 µm en diamètre, et un sillon interne transversal à extrémités diffuses, long de 7-8 µm et large de 2,25-2,75 µm. L'exine a 1-1,25 µm d'épaisseur ; le tectum est continu, scabre et microperforé.



Pl. 2. — **Meineckia websteri** Brunel & Roux : **1**, stipule lancéolée deltoïde, pétiole et base foliaire ; **2**, morphologie foliaire ; 2 petites feuilles avec leur apex caractéristique ; **3**, fleur ♂ vue de face ; **4**, base du pédicelle fructifère (« podium ») ; **5**, jeune fleur ♀ vue de 3/4 (même grossissement que la figure 4). Les traits représentent 1 mm. (*Brunel 3612*).

Les fleurs femelles (Pl. 2, *4*, *5*) ont un pédicelle plus robuste que chez les fleurs mâles, avec une partie basale en forme de pulvinus (que Webster appelle un « podium ») longue de 0,7-0,8 mm. A l'anthèse, ce pédicelle atteint une longueur totale de 20-22 mm, et 25-26 mm au moment où il porte le fruit. Le périanthe est formé de 5 lobes ovales, longs de 1-1,2 mm, larges de 0,9-1 mm, à nervure verte et marges blanches. Le disque, annulaire, fin, atteint un diamètre de 1,3-1,4 mm. L'ovaire, à paroi lisse, est surmonté de 3 styles bifides, dont la partie indivise, longue de 0,15-0,2 mm, se prolonge en ramifications longues de 0,25-0,3 mm, à extrémité stigmatique capitée sur 0,1 mm.

Le fruit, capsulaire et déhiscent, d'un diamètre de 4-5 mm, libère des graines réniformes (Pl. 3, *2*) noirâtres et brillantes, fovéolées sur toute leur surface. Elles sont longues de 2,2-2,4 mm et larges de 1,5-1,7 mm ; les fovéoles y dessinent dorsalement 4-5 lignes longitudinales.



Pl. 3. — **Meineckia websteri** Brunel & Roux : **1**, morphologie externe d'un grain de pollen au *MeB* ; aspect général × 3500 ; **2**, morphologie de la graine. Le trait représente 1 mm. (1, 2, *Brunel 3612*).

Si l'on se réfère au travail de Webster consacré aux *Meineckia* Baillon, les deux taxons les plus proches sont *M. phyllanthoides* Baillon, espèce répandue de l'Angola au Yemen et *M. parvifolia* (Wight) Webster, connu de l'Inde et de Ceylan. Toutefois, si ces deux espèces sont glabres comme notre plante, elles sont monoïques, et leurs feuilles, acuminées, sont très différentes. En outre, *M. phyllanthoides* Baillon se singularise par des graines et des lobes calicinaux plus petits que sur notre plante et les filets staminaux sont beaucoup plus longuement soudés, sur plus de la moitié de leur longueur totale. De son côté, *M. parvifolia* (Wight) Webster se distingue par des feuilles nettement plus grandes et à stipules plus petites ; les fleurs mâles ont un pédicelle et un périanthe également plus petits avec des filets staminaux libres sur une plus grande longueur. De même les fleurs femelles ont un pédicelle à podium plus long que chez le *Meineckia* malgache, avec des lobes calicinaux, un disque et des graines de dimensions plus réduites.

La plante considérée est donc manifestement originale. Aussi nous paraît-il justifié de la reconnaître en tant qu'espèce et, pour rappeler la brillante mise au point que nous devons au Pr. G. L. Webster, nous proposons de la nommer *Meineckia websteri*.

Meineckia websteri Brunel & Roux, *sp. nov.*

Suffrutex glaber, dioicus, stipulis lanceolatis, 0,8-1 mm longis, foliis ovatis, obtusis, apice emarginatis. Flos masculus 3,5-4,2 mm, longo pedicello, calycis lobis 1-1,2 mm longis. Flos femineus usque ad 26 mm, longo pedicello, calycis lobis 1-1,2 mm longis. Semina 2,2-2,4 mm longa.

Type : *Brunel 2163*, forêt de Vinanibe, fl. ♀, 8.1975 (holo-, P ; iso-, STR, TAN).

Autres matériels : *Brunel 2164*, forêt de Vinanibe, fl. ♂, 8.1975, P, STR, TAN ; *3612*, sous-bois vers le Club nautique, forêt de Vinanibe, près de Fort-Dauphin, mélange de pieds mâles et femelles, 8.1976, P, STR, TAN ; *Capuron 22305 SF*, forêt de Vinanibe, sur sables, près de Fort-Dauphin, 9.1.1963, P.

L'espèce fleurit de juillet à août et fructifie d'août à septembre. Vraisemblablement endémique, elle n'est connue que des fourrés de Vinanibe, près de Fort-Dauphin.

Si l'on se réfère à la monographie de Webster (1965) et à l'ouvrage de Léandri (1958) où les *Meineckia* sont désignés comme *Cluytiandra* Muell. Arg., le *Meineckia websteri* porte à 9 le nombre d'espèces du genre présentement connues à Madagascar. Ces espèces malgaches, dont la répartition géographique est schématisée par la figure 4, sont dès lors identifiables par la clé dichotomique suivante :

1. Feuilles acuminées à obtuses, ou à sommet arrondi ; filets staminaux soudés sur plus des 2/3 de leur longueur 2
— Feuilles émarginées ; filets staminaux soudés sur moins des 2/3 de leur longueur ; plante dioïque entièrement glabre ; feuilles longues de 0,3-2,6 cm ; stipules longs de 0,8-1 mm ; pédicelle du fruit pouvant atteindre une longueur de 26 mm ; lobes périanthaires des fleurs femelles longs de 1-2 mm ; graines longues de 2,2-2,4 mm . . . . *M. websteri* Brunel & Roux

2. Tige peu ou non anguleuse ; graines de longueur inférieure à 3,5 mm, à surface semée de petites dépressions ; pétioles longs de 1-15 mm ; feuilles à apex acuminé 3
— Tige très anguleuse ; graines longues de 3,6-4 mm avec des dépressions superficielles accusées, rangées dorsalement en 12 lignes longitudinales ; (fleurs mâles inconnues) . . . . *M. orientalis* (Léandri) Webster

3. Appareil végétatif hirsute ; fleurs généralement solitaires 4
— Appareil végétatif glabre ; fleurs mâles en cymules pluriflores 6

4. Périanthe glabre à épiderme semé de taches pigmentées ; pédicelle du fruit long de 13-18 mm ; graines longues de 2,4 mm environ ; stipules deltoides-lancéolées, longues de 1,3-3,3 mm ; feuilles elliptiques à obovales, longues de 1-5,2 cm ; lobes périanthaires des fleurs femelles longs de 1,2-1,5 mm ; plante monoïque ou dioïque (?). *M. madagascariensis* (Léandri) Webster
— Épiderme du périanthe dépourvu de taches pigmentées 5

5. Périanthe pubescent ; pédicelle du fruit long de 10-21 mm ; graines longues de 1,8-2 mm ; stipules lancéolées longues de 1-1,5 mm ; lobes du périanthe femelle longs de 1,1-1,3 mm ; plante probablement monoïque . . . . *M. pubiflora* Webster
— Périanthe glabre ; pédicelle du fruit long de 27-36 mm ; graines longues de 2,5-2,9 mm ; stipules lancéolées longues de 1,3-3,5 cm ; plante probablement monoïque. *M. humbertii* Webster

6. Périanthe semé de taches pigmentées 7
— Périanthe dépourvu de taches pigmentées 8

7. Feuilles généralement elliptiques, non peltées, longues de 4,5-9 cm ; plante dioïque ; stipules longues de 2,8-3 mm ; (fleurs femelles et fruits inconnus) . . . . *M. baronii* (Hutch.) Webster

— Feuilles généralement ovales, peltées ou subpeltées, longues de 2-6 cm ; plante monoïque ; stipules longues de 1,1-1,2 mm ; pédicelle du fruit long de 13-35 mm ; lobes périanthaires femelles longs d'environ 1,4 mm ; graines longues de 2,3-2,4 mm. *M. peltata* (Hutch.) Webster

8. Plante dioïque ; pédicelle du fruit long de 40-45 mm ; stipules lancéolées longues de 1-1,8 mm ; feuilles arrondies à la base, longues de 3-8 cm ; (graines longues de 2,9-3,4 mm).......... .... *M. leandrii* Webster

— Plante monoïque ; pédicelle du fruit long de 40-65 mm ; stipules ovales deltoides, longues de 1,5-2,1 mm ; feuilles aiguës à la base, longues de 5,5-11 cm ; lobes périanthaires femelles longs de 1,5-1,7 mm ; (fruit et graines inconnus)............ *M. trichogynis* (Baillon) Webster

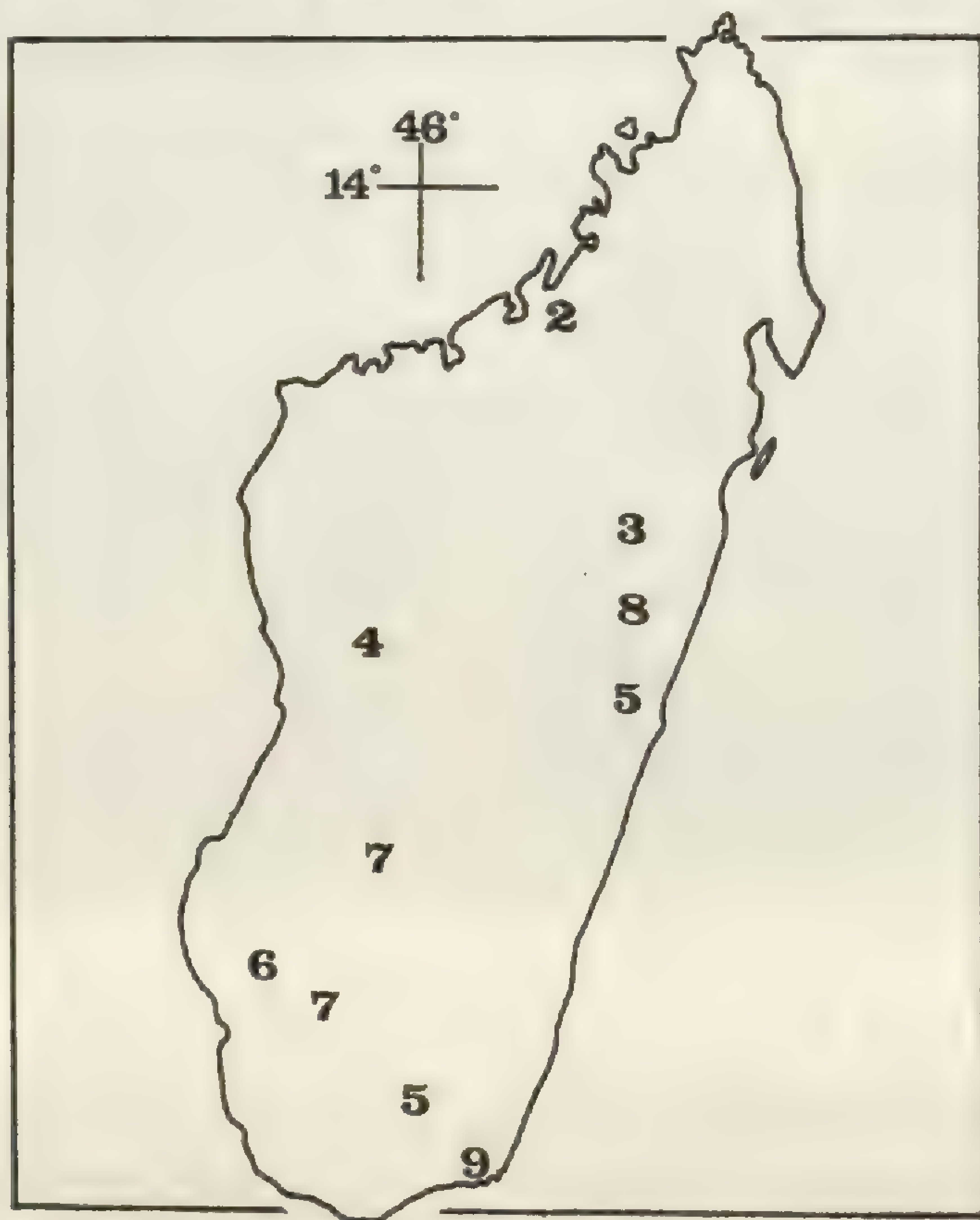


Fig. 4. — Répartition des **Meineckia** malgaches : (Entre parenthèses, d'une part les synonymes, d'autre part le nombre d'échantillons connus) : **1**, **M. trichogynis** (Baillon) Webster (= *Flueggea trichogynis* Baillon) : présumé malgache, non indiqué sur la carte (1) ; **2**, **M. baronii** (Hutch.) Webster (= *Cluytiandra baronii* Hutch.) : Nord-Ouest, Ambongo-Boeni (3) ; **3**, **M. peltata** (Hutch.) Webster (= *Cluytiandra peltata* Hutch.) : Centre, Lac Alaotra (5) ; **4**, **M. leandrii** Webster : Ouest, Bongo-Lava (4) ; **5**, **M. madagascariensis** (Léandri) Webster (= *Cluytiandra madagascariensis* Léandri) : aire disjointe : Est, Bassin du Mangoro ; Sud-Ouest, bassin du Mandrare (3) ; **6**, **M. humbertii** Webster : Sud-Ouest, bassin du Fiherenana (1) ; **7**, **M. pubiflora** Webster : Sud-Ouest, bassins de l'Onilahy et du Mangoky (2) ; **8**, **M. orientalis** (Léandri) Webster (= *Cluytiandra orientalis* Léandri) : Est (1) ; **9**, **M. websteri** Brunel & Roux : Sud-Est (3).

BIBLIOGRAPHIE

Baillon, H., 1858. — *Étude générale du groupe des Euphorbiacées*, 587 p.

Léandri, J., 1958. — Euphorbiacées, *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 111, 1, 209 p.

Mueller, J., 1864. — Cluytiandra. *J. Bot.* 2 : 328.

Webster, G. L., 1965. — A revision of the genus Meineckia (Euphorbiaceæ). *Acta Bot. Neerl.* 14 : 323-365.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982.
section B, *Adansonia*, nos 1-2 : 85-101.

Morphogénèse des feuilles et stipules de *Castanea sativa* Miller

B. Jeune

Résumé : La croissance des jeunes ébauches foliaires et stipulaires de *Castanea sativa* est due à des divisions cellulaires généralisées sans activité apicale ou marginale particulières. Les éléments latéraux de la feuille apparaissent sur des ébauches déjà grandes (environ 1 mm) et en un temps très court. Leur mode d'apparition est mixte (acropète et basipète) et n'est pas dû au fonctionnement de centres générateurs apparents.

Summary : The early growth of leaves and stipules of *Castanea sativa* consists of generalized cellular divisions, without any noticiable apical or marginal activity. The lateral elements appear on a rather large primordium (about 1 mm long) and during a very short time. They appear basipetally and acropetally, without apparent generatives centers.

Bernard Jeune, Morphologie végétale, Université Pierre et Marie Curie, 7, quai Saint-Bernard, 75005 Paris, France.

Dans un article précédent, consacré à l'évolution des contours pendant la croissance foliaire (Jeune, 1981), nous avons constaté que la période organogène, pendant laquelle les éléments essentiels de la feuille se mettent en place, est caractérisée, dans la plupart des cas, par le fonctionnement de 2 centres générateurs d'éléments latéraux. Les centres générateurs sont définis sur 3 critères :

— fixité du lieu d'apparition des éléments latéraux ;

— rythmicité de fonctionnement ;

— contiguïté entre éléments issus d'un même centre.

Dans trois cas, cependant, (feuilles de *Castanea sativa*, folioles de *Rhus typhina* et *Fraxinus excelsior*) les éléments latéraux apparaissent tardivement, presque simultanément et sans qu'on puisse observer de centres générateurs. Il nous fallait donc étudier plus en détail le cas de ces espèces et nous proposons, ici, l'analyse de la croissance des feuilles et stipules de *Castanea sativa* Miller.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les appendices étudiés proviennent de bourgeons prélevés sur des châtaigniers de la forêt de Fontainebleau (France) juste après la reprise de la végétation, début avril 1981. Ces bourgeons sont fixés au F.A.A., puis conservés dans l'alcool 70° ; ils sont colorés par le réactif de Schiff et

deshydratés ; les feuilles sont montées à plat dans le baume du canada. Les dessins sont effectués à la chambre claire ; l'analyse quantitative fait appel aux tests statistiques simples habituels.

Les feuilles adultes sont simples, elliptiques, dentées et à nervation parallèle (Pl. 1, *1*).

DE L'INITIATION DE LA FEUILLE À L'ACQUISITION DE SA FORME

1. Évolution du contour foliaire ; étude quantitative

Description sommaire du développement

Peu après l'initiation de la feuille apparaissent 2 stipules latérales qui vont envelopper le primordium puis la jeune ébauche (Pl. 1, *3A*, *B*, *E* et *I*). L'une d'elle est plus longue que l'ébauche foliaire (S), l'autre de longueur voisine (S').

Le limbe commence à apparaître sous forme de deux lignes minces parallèles sur les bords de la face ventrale du rachis long d'environ 500 µm (Pl. 1, *3 C*). L'élargissement reste faible pendant l'initiation des lobes latéraux (Pl. 1, *3 D-H*) et ne devient sensible qu'après la formation des nervures latérales, parallèles entre elles, épaisses et correspondant à chacun des lobes latéraux (Pl. 1, *3 I*). La forme est alors acquise, le développement ultérieur ne sera qu'un grandissement de toutes les parties.

Notons la présence (non figurée sur les schémas) de longs poils hyalins sur les nervures (faces ventrale et dorsale) et aussi de courts poils glanduleux sur la surface du limbe (Pl. 5, *A-D*).

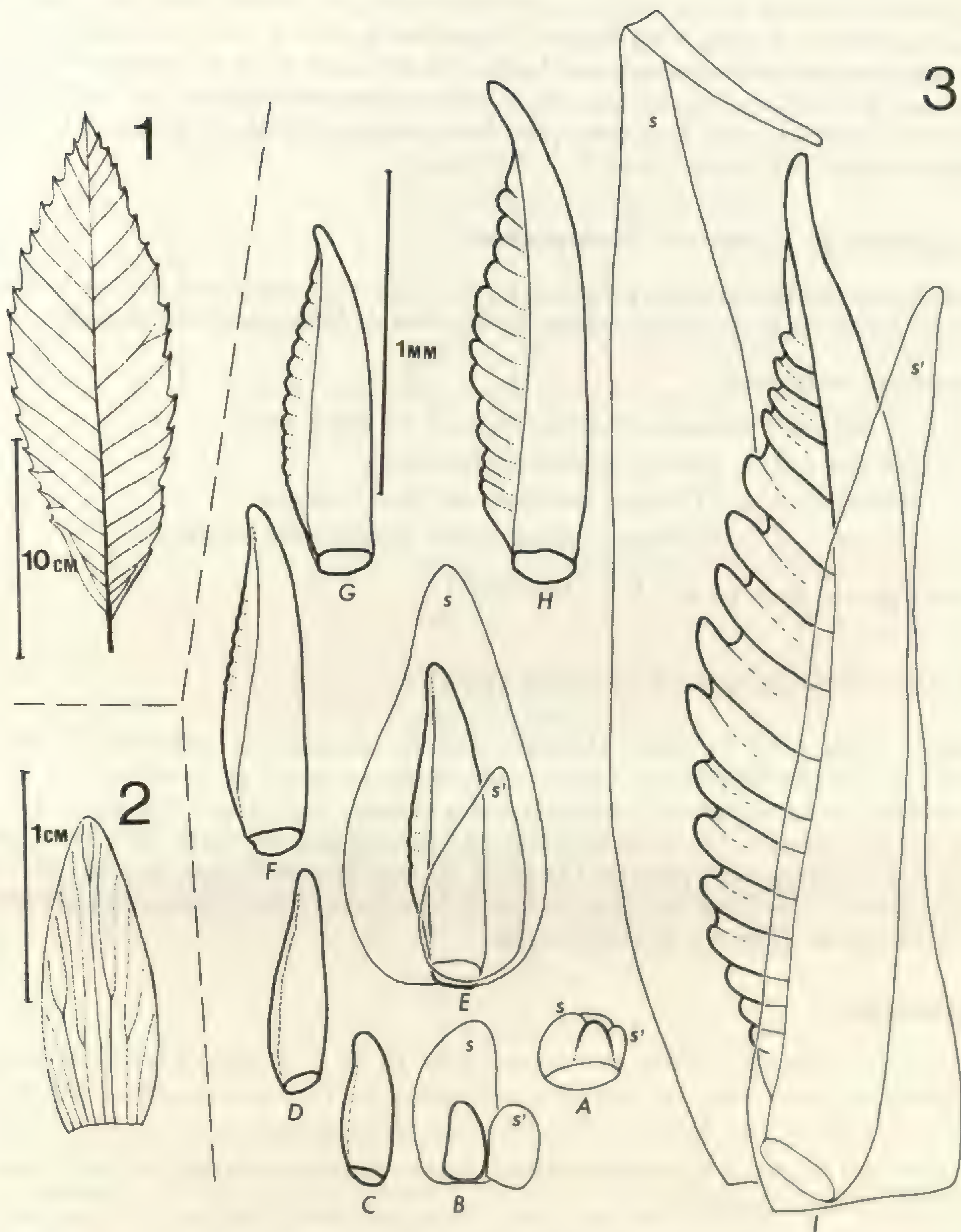
La formation des lobes latéraux

Sur chaque marge se forment, en moyenne, entre 15 et 16 lobes latéraux. Malgré ce nombre, leur ordre d'apparition est difficile à suivre, la plupart des ébauches étant fixées avant ou après la période convenable pour cette étude.

Les premiers lobes apparaissent dans la région médiane du limbe (Pl. 1, *3 E* ; 5, *A*) ; les suivants se forment de part et d'autre des premiers, en ordre acropète et basipète (Pl. 1, *3 F-H* ; 5, *B*, *C*). Dans notre échantillonnage de 22 ébauches fixées à ce stade, 19 ont une longueur comprise entre 900 µm et 1150 µm, et le coefficient de corrélation entre le nombre de lobes (n) et la longueur (L) ne diffère pas significativement de zéro ($r_1 = 0{,}132$; sous l'hypothèse $\rho_1 = 0$, $P(/r_1/ \geqslant 0{,}132) > 60\ \%$). La formation des lobes est donc très rapide, à longueur quasi constante ; ceci explique la rareté des ébauches observées pendant cette période.

Une confirmation est apportée par l'analyse suivante : si les lobes se forment à longueur quasi constante, alors une forte corrélation négative doit exister entre le nombre de lobes (n) et les distances entre les plus jeunes lobes et l'apex (da) d'une part, et entre les plus jeunes lobes et la base (db) d'autre part. C'est bien ce que nous observons (Pl. 2, *2*, *3* ; les coefficients de corrélation sont respectivement $r_2 = -0{,}910$ et $r_3 = -0{,}806$).

Inversement, les coefficients de corrélation entre da et L, et entre db et L seront nuls



Pl. 1. — **Castanea sativa** Miller : **1**, contour et nervation d'une feuille adulte ; **2**. contour et nervation d'une stipule adulte ; **3**, évolution des contours, durant la croissance, des ébauches foliaires et des stipules (S et S' appartenant aux ébauches foliaires A, B, E et I). Les nombreux poils hyalins ou glanduleux ne sont pas représentés.

par hypothèse, or nous avons obtenu respectivement $r_4 = -0{,}002$ (sous l'hypothèse $\rho_4 = 0$, $P(/r_4/ \geqslant 0{,}002) \simeq 1$) et $r_5 = 0{,}150$ (sous l'hypothèse $\rho_5 = 0$, $P\ (/r_5/ > 0{,}150) > 55\ \%$).

Lorsque tous les lobes latéraux sont formés, les distances da et db augmentent régulièrement avec L (Pl. 2, *4*, *5* ; coefficients de corrélation respectivement $r'_4 = 0{,}927$ et $r'_5 = 0{,}748$). Cette différence avec la période précédente permet, d'ailleurs, d'estimer le moment où tous les lobes sont formés (pour L = 1150 µm).

Acquisition de la forme et développement

En résumé des paragraphes précédents, nous pouvons maintenant fournir la liste des différentes étapes de la croissance foliaire en fonction de la longueur des ébauches :

— *Acquisition de la forme* :

- — L < 500 µm : initiation et développement du rachis seul ;
- — 500 µm < L < 900 µm : initiation du limbe ;
- — 900 µm < L < 1150 µm : initiation des lobes latéraux ;
- — 1150 µm < L < 1500 µm : épaississement des nervures latérales.

— *Développement de la forme* : L > 1500 µm.

2. Activité mitotique de la jeune ébauche

Seront étudiées ici les seules ébauches dont la longueur est inférieure à 1500 µm, l'acquisition de la forme étant le sujet de notre étude. Le réactif de Schiff permet de noter avec précision l'emplacement et l'orientation des mitoses, pourvu que l'épaisseur des tissus ne soit pas trop grande. Or, la préfoliaison est condupliquée (le limbe est plié le long du rachis) ; nous devrons donc partager l'ébauche en deux moitiés et ainsi limiter notre étude à celle du limbe. Le sacrifice du rachis est toutefois un inconvénient mineur puisque sa forme reste inchangée au cours du développement.

Généralités

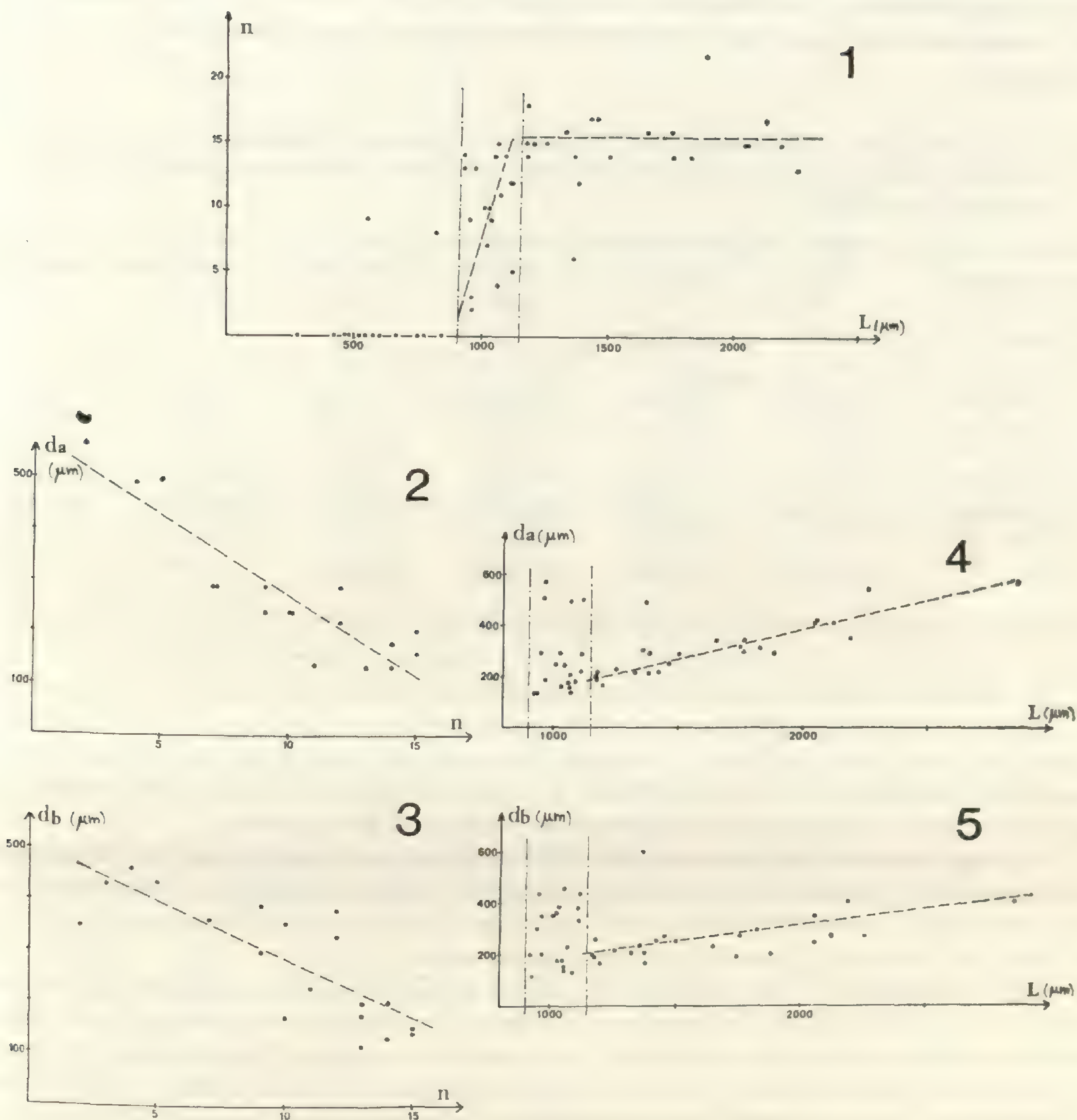
Quelques ébauches étudiées sont représentées Pl. 3, *1*. Chaque métaphase, anaphase et télophase est représentée par sa plaque métaphasique. Pour les appendices B à F, seules les mitoses du limbe sont figurées. Nous faisons 2 constatations :

a) l'activité mitotique est répartie dans tout le limbe ; d'après ce critère il n'y a ni méristème apical, ni méristème marginal ;

b) la densité des mitoses n'est pas homogène.

Directions de croissance

La Pl. 3, *1* montre bien que si les mitoses d'allongement paraissent nombreuses, toutes les orientations mitotiques sont représentées, dans le plan du limbe. Nous chercherons donc



Pl. 2. — Relations entre la longueur des ébauches (L), le nombre de leurs lobes (n), la distance entre le lobe le plus apical et l'apex (da) et la distance entre le lobe le plus basal et la base (db) ; **1**, **4**, **5** : entre les 2 lignes tiretées parallèles aux ordonnées se situe la période d'initiation des lobes ; lignes tiretées obliques : droites de régression, au sens des moindres rectangles (Fig. **1**), au sens des moindres carrés (Fig. **2**-**5**).

quelles sont les fréquences de mitoses dans les différentes directions du plan (nous ne tenons donc compte que des mitoses affectant les contours du limbe et non des mitoses responsables de son épaississement). Les directions sont réparties en six classes ; l'axe de référence (0°-180°) étant par convention l'axe de symétrie de l'ébauche. Les résultats sont groupés dans le Tableau 1.

Tableau 1 : fréquences des mitoses dans 6 classes d'orientations différentes pour des ébauches foliaires groupées en 6 classes d'après leur longueur. Entre parenthèses figurent les fréquences relatives (par *colonne*).

Longueur (µm)	90-280 A	345-580 B	665-840 C	925-970 D	1035-1120 E	1200-1420 F
Nombre	12	12	6	5	8	5
I : 170°-15°	148 (60)	122 (47,5)	112 (39,5)	79 (29)	152 (24,5)	125 (20)
II : 20°-45°	15 (6)	15 (5,5)	19 (7)	21 (7,5)	56 (9)	-58 (9)
III : 50°-75°	12 (5)	20 (8)	19 (7)	14 (5)	59 (9,5)	50 (8)
IV : 80°-105°	33 (13,5)	47 (18,5)	63 (22)	72 (26,5)	168 (27)	131 (20,5)
V : 110°-135°	11 (4,5)	25 (9,5)	30 (10,5)	45 (16)	110 (18)	134 (21,5)
VI : 140°-165°	27 (11)	28 (11)	39 (14)	44 (16)	73 (12)	132 (21)
Total	246 (100)	257 (100)	282 (100)	275 (100)	617 (100)	630 (100)

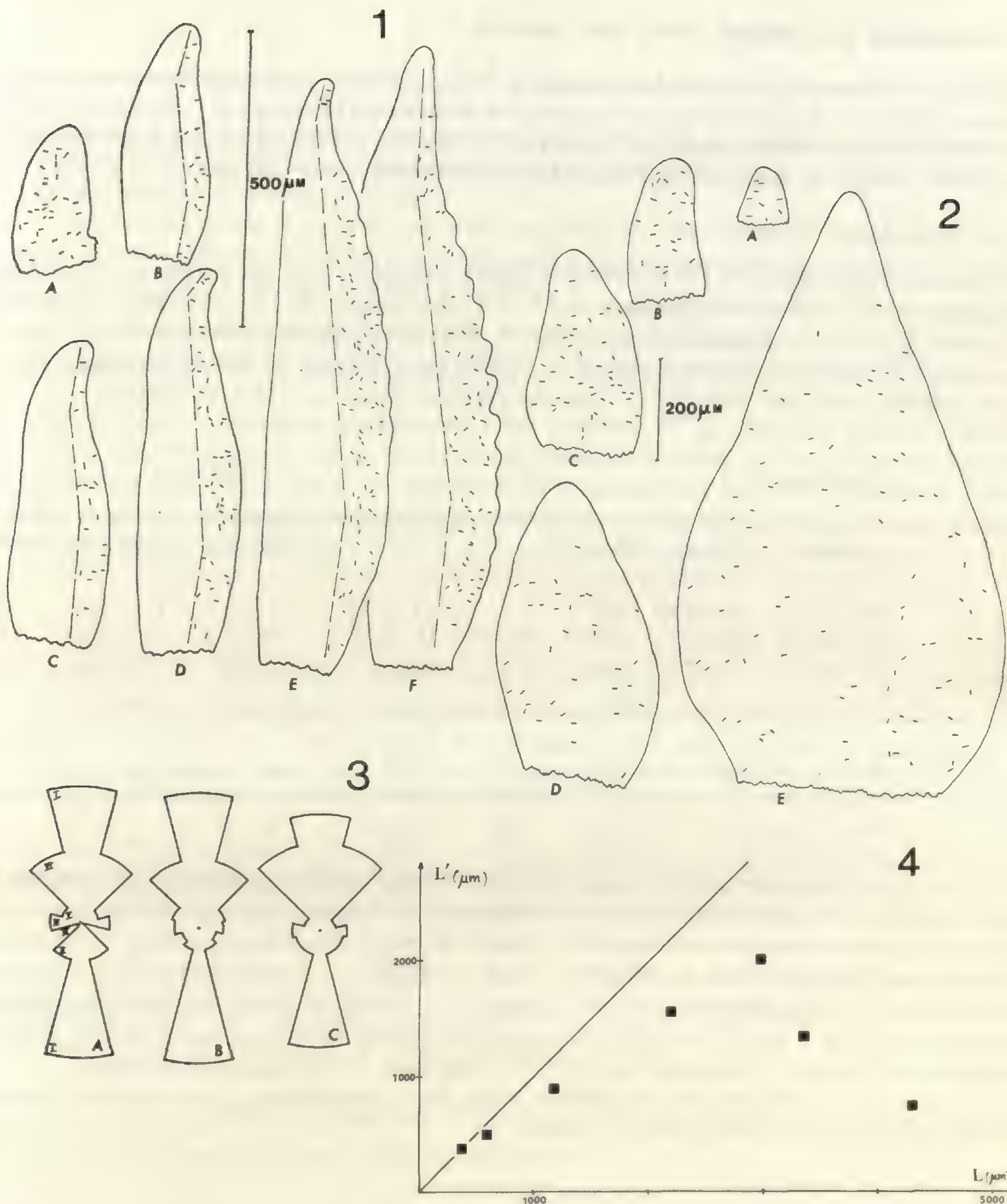
Le stade A n'est pas exactement comparable aux autres car le limbe n'est pas initié et toutes les mitoses du rachis sont relevées, contrairement aux stades B à F où seules les mitoses du limbe sont analysées ; il manque, à ces stades, les mitoses du rachis, qui sont essentiellement des divisions d'allongement. Le relevé de toutes les divisions des stades B à F reviendrait donc à augmenter la fréquence des mitoses d'allongement.

On peut comparer les fréquences des différents stades en construisant des diagrammes circulaires dans lesquels les rayons des secteurs sont proportionnels aux fréquences relatives des classes correspondantes ; ces diagrammes sont pourvus d'un axe de symétrie (0°-180°) qui symbolise l'axe de symétrie des ébauches.

Les 6 diagrammes correspondant aux stades A à F du Tableau 1 ont été représentés (Pl. 4, *1*). On constate que l'allongement (secteur I) est toujours important mais que sa fréquence relative décroît régulièrement. Inversement les mitoses d'élargissement du secteur IV augmentent régulièrement. Ces deux directions privilégiées correspondent aux directions d'allongement, respectivement du rachis et des lobes latéraux, ces derniers se formant pendant les stades D et E.

Quand la forme est à peu près fixée (stade F), la distribution des mitoses est homogène dans les différentes directions du plan.

On peut reporter sur un graphique (Pl. 4, *4*) les fréquences relatives des mitoses des secteurs I + II (allongement), IV + V (élargissement) et III + VI (intermédiaire). Du stade A à E, il y a quasi constance de l'ensemble III + VI avec augmentation régulière de IV + V ; au stade F, les trois fréquences sont à peu près égales (I + II = 29 % ; III + VI = 29 % ; IV + V = 42 %).



Pl. 3. — **1**, contours du limbe et mitoses, représentées par leur plaque métaphasique, donc prophases exclues, d'ébauches sectionnées longitudinalement, sauf en A où les mitoses du rachis sont alors également représentées ; **2**, contours et mitoses (prophases exclues), représentées par leur plaque métaphasique, de quelques jeunes stipules ; **3**, diagrammes figurant les fréquences relatives des mitoses dans six classes de directions de croissance. La symétrie bilatérale symbolise la symétrie bilatérale des stipules ; **4**, relation entre la longueur des stipules (L) et la longueur de la zone basale méristématique (L').

Orientation des mitoses selon leur position

Il est intéressant de voir si les mitoses d'allongement et d'élargissement ont des fréquences différentes dans les lobes ou les sinus, ou bien, entre la marge et le centre du limbe. Le stade le plus favorable pour cette analyse correspond à l'initiation des lobes latéraux, c'est-à-dire lorsque la longueur des ébauches est comprise entre 900 µm et 1150 µm.

a) *Test du* χ^2

Faisons l'hypothèse de l'indépendance entre position (lobe ou sinus) et orientation (allongement = I + II ou élargissement = IV + V) des mitoses. Sur 464 divisions concernées, le Tableau 2 fournit les fréquences constatées et entre parenthèses les fréquences théoriques conformes à l'hypothèse. On en déduit $\chi^2 = 0{,}016$; pour 1 degré de liberté, la probabilité : P ($\chi^2 > 0{,}016$) est d'environ 90 %. Nous ne rejetons donc pas cette hypothèse.

TABLEAU 2

	LOBES	SINUS	TOTAL
I + II	129 (128,4)	56 (56,6)	185
IV + V	193 (193,6)	86 (85,4)	279
TOTAL	322	142	464

TABLEAU 3

	MARGE	CENTRE	TOTAL
I + II	67 (42,3)	118 (142,7)	185
IV + V	39 (63,7)	240 (215,3)	279
TOTAL	106	358	464

Répartition des mitoses selon leur orientation (I + II ou IV + V) et selon leur position, pendant l'initiation des lobes latéraux (900 µm < L < 1150 µm). Entre parenthèses figurent les fréquences théoriques, sous l'hypothèse de l'indépendance entre position et orientation des divisions.

Avec cette même hypothèse, nous pouvons choisir comme positions des mitoses la marge (sur 3 ou 4 rangs de cellules) ou la profondeur. Le Tableau 3 groupe les données avec ces nouvelles modalités de position. Le χ^2 vaut alors 31,22. Nous rejettons l'hypothèse qui n'est donc pas conforme au résultat : P ($\chi^2 > 31{,}22$) $\simeq 0$. La répartition des mitoses d'allongement et d'élargissement entre la marge et le centre du limbe est donc très inégale. L'élargissement est-il dû à l'activité d'un méristème marginal ? Tout au contraire, c'est la fréquence des mitoses d'élargissement qui est déficitaire au niveau de la marge.

En résumé, la distribution des mitoses selon leur orientation est inégale entre marge et profondeur mais non entre lobes et sinus.

b) *Analyse bayesienne*

Supposons que dans une région donnée de l'ébauche, la chance pour une mitose d'avoir une orientation donnée vaille x (constante comprise entre 0 et 1). Nous attribuerons à x une densité de probabilité « a priori » constante ($\varphi(x) = 1$). Mais, après l'observation des n mitoses dont r avaient l'orientation voulue, nous modifierons la densité de probabilité d'après la formule de Bayes pour tenir compte du résultat :

$$\varphi(x/r) = \frac{x^r (1-x)^{n-r}}{B(r+1, n-r+1)} \text{ où } B(r+1, n-r+1) = \frac{r(n!-r)!}{(n+1)!}$$

l'espérance de x vaut alors : $E(x) = \frac{r+1}{n+2}$. Comme condition d'application, il faut que les mitoses aient des orientations indépendantes ; or, il est facile de vérifier que la connaissance d'une mitose ne fournit aucun renseignement sur l'orientation des divisions voisines, ce qui est la condition d'indépendance.

Nous avons calculé la probabilité, pour une mitose, d'être péricline (secteurs IV + V) dans les lobes (L), les sinus (S), les zones marginales (m) ou centrales (c), ce qui donne 4 positions (Lm, Lc, Sm et Sc) ceci pendant 2 périodes :

— pendant l'initiation des lobes (900 µm < L < 1150 µm) ;

— juste après cette initiation (1150 µm < L < 1450 µm).

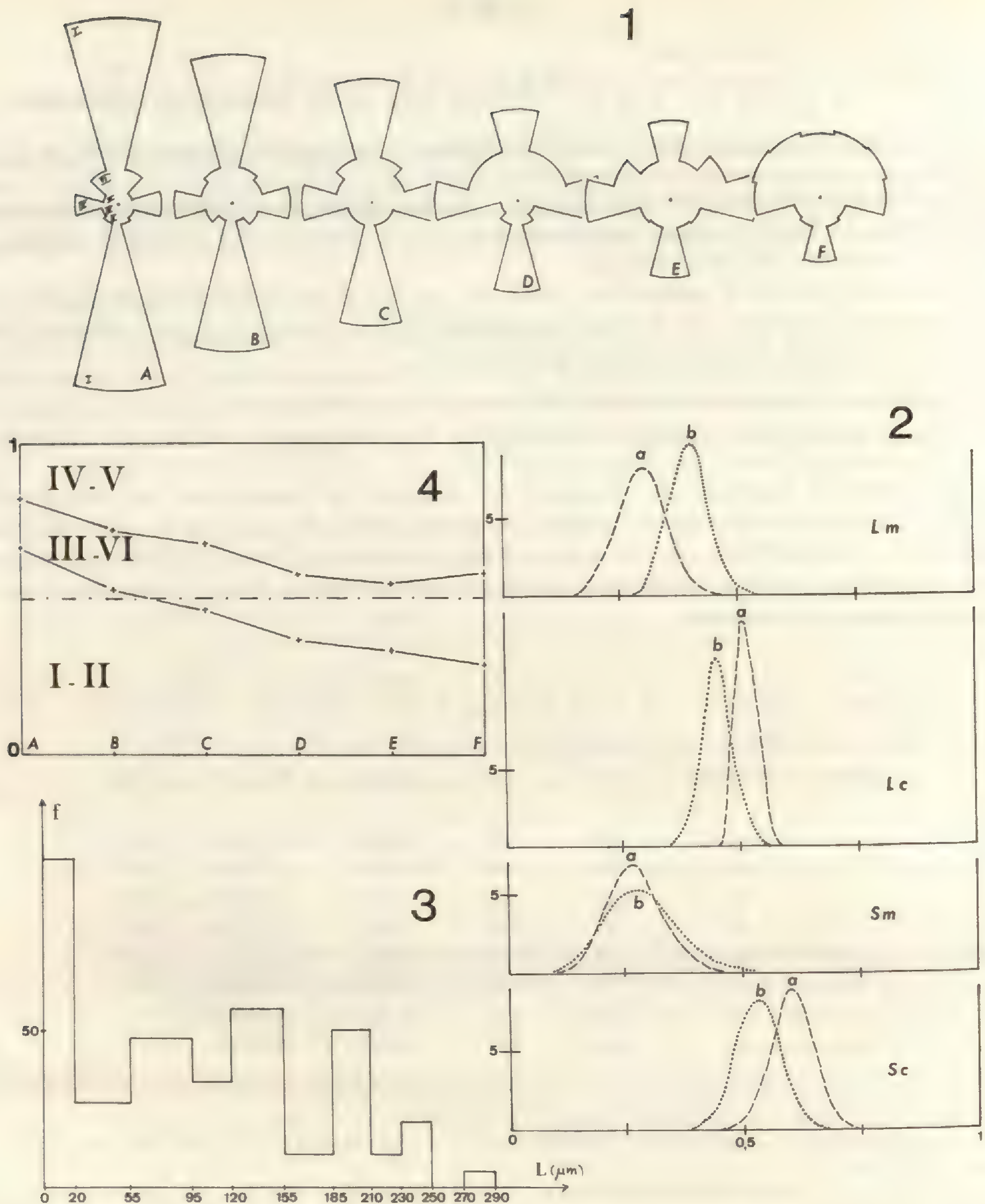
Le Tableau 4 regroupe les données ; les densités de probabilités sont représentées Pl. 4, *2*. L'analyse de cette figure confirme et précise le résultat du test χ^2 : dans les zones marginales, la probabilité pour une mitose d'être péricline est bien plus faible que dans les régions centrales, pendant l'initiation des lobes ; à cet égard, le comportement dans les lobes et les sinus est le même.

Tableau 4

Position	Longueur	r	n	E(X)	B (r + 1, n-r + 1)
L_m	a	25	85	0,30	$0{,}53274 \times 10^{-23}$
	b	55	139	0,40	$0{,}31258 \times 10^{-41}$
L_c	a	168	327	0,51	$0{,}28616 \times 10^{-99}$
	b	99	219	0,45	$0{,}27336 \times 10^{-66}$
S_m	a	14	53	0,27	$0{,}77033 \times 10^{-14}$
	b	9	33	0,29	$0{,}76261 \times 10^{-9}$
S_c	a	72	119	0,60	$0{,}23674 \times 10^{-35}$
	b	60	113	0,53	$0{,}13985 \times 10^{-34}$

Nombre de mitoses périclines (r) parmi (n) observées dans 4 zones de l'ébauche : marginales (m), centrales (c), dans un lobe (L) ou un sinus (S). E (X) est l'espérance de la distribution $\varphi(x/r) = \frac{x^r (1-x)^{n-r}}{B(r+1, n-r+1)}$, distribution représentée Pl. 4, *2*, pour des ébauches de longueur comprise entre 900 et 1150 µm (a) ou entre 1150 et 1450 µm (b).

En ce qui concerne l'évolution dans le temps, on constate que les probabilités sont semblables au niveau des sinus, mais que dans les lobes il y a une forte augmentation de la probabilité dans la zone marginale qui devient semblable à la zone centrale (courbes b des graphiques Lm et Lc).



Pl. 4. — **1**, diagrammes figurant les fréquences relatives de mitoses dans 6 classes de directions de croissance. La symétrie bilatérale symbolise la symétrie bilatérale des feuilles ; **2**, densités de probabilités de mitoses d'élargissement (IV + V) selon leur position : marge (m), centre (c), lobe (L) ou sinus (S), pour des feuilles de longueur comprise entre 900 et 1150 µm (a) et 1150 et 1450 µm (b) ; **3**, fréquences unitaires (f) des mitoses profondes en fonction de leur distance (L) à une origine située vers le milieu du limbe, pour des ébauches de longueur comprise entre 500 et 900 µm ; **4**, fréquences relatives des mitoses d'allongement (I + II), d'élargissement (IV + V) ou intermédiaires (III + VI), pour les six classes de feuilles de A à F).

Densité des mitoses

Si l'orientation des mitoses est la même dans les lobes et les sinus, la formation de ces lobes ne peut s'expliquer que par une densité de divisions plus grande, ou bien une durée de cycle mitotique plus brève. Si nous admettons la constance du cycle mitotique pour les cellules d'un tissu homogène, comme l'est le jeune limbe, alors le premier signe de l'initiation des éléments latéraux doit être une densité plus grande de mitoses en certains points. Nous constatons bien une densité inégale de mitoses (Pl. 3, *1*) mais seule une étude quantitative des stades précédant l'initiation des lobes peut nous montrer le lien éventuel entre des densités et des foyers de croissance.

Les premiers lobes apparaissent vers le milieu du limbe, initiés par des cellules non épidermiques ; nous mesurerons donc les distances des mitoses non épidermiques à l'une d'elles située vers le milieu du limbe et choisie comme origine. Les ébauches étudiées ont entre 500 et 900 µm de longueur. Les données sont réparties en classes d'amplitudes définies d'après les critères suivants :

1) il y a alternance entre classes à effectifs élevés et à effectifs réduits ;

2) l'écart entre 2 classes contiguës doit être maximum ;

3) les amplitudes des classes à fréquences élevées doivent décroître régulièrement (le volume des éléments médians les premiers formés est plus important que celui des éléments plus jeunes) ;

4) les amplitudes des classes à fréquences faibles doivent aussi décroître légèrement.

La Pl. 4, *3* et le Tableau 5 regroupent les données.

Tableau 5 : Mitoses non épidermiques des ébauches de longueur comprise entre 500 et 900 µm groupées en 11 classes selon leur distance à une origine située dans la partie médiane du lobe.

Amplitude (µm)	20	35	40	25	35	30	25	20	20	20	20
Fréquence	20	9	28	8	19	3	12	2	4	0	1
Rang	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11

Comme le zéro est le centre de la première classe, son amplitude réelle est de 40 µm avec une fréquence estimée de 40 mitoses. Le mode de mesure favorise évidemment cette classe par rapport à la troisième d'où la fréquence assez faible de celle-ci (Pl. 4, *3*). La décroissance régulière des fréquences est normale, puisque certaines ébauches n'ont que 550 µm de longueur alors que la Pl. 4, *3* correspondrait à une ébauche de longueur comprise entre 800 et 900 µm ; les distances entre centres des classes d'amplitudes élevées sont respectivement 75, 63, 60, 42, 40 et 40 µm alors que les distances moyennes entre sommets de lobes sont, pour des ébauches de 925 à 970 µm de longueur, et pour un risque de 5 %, comprises dans un intervalle de 43,4 à 76,8 µm pour les lobes médians et 29,4 à 63,1 µm pour les lobes apicaux et basaux.

La périodicité observée dans la fréquence des mitoses profondes du limbe dans les stades précoces est donc conforme à celle des lobes latéraux à l'instant de leur initiation.

CROISSANCE DES STIPULES

Chaque feuille est encadrée de deux stipules de tailles différentes mais dont on vérifie aisément que leur mode de croissance est le même. Nous ne distinguerons donc pas entre petite et grande stipule.

Elles se présentent, dans les jeunes stades, comme des lames, plus minces que les ébauches foliaires, entières, plus ou moins triangulaires (Pl. 3, *2*) et bordées de poils glanduleux croissant en ordre basipète (Pl. 5, *D*). La taille adulte est de 1,5 à 2 cm et la nervation est parallèle (Pl. 1, *2*).

L'observation des mitoses montre l'absence de méristème apical ou marginal (Pl. 3, *2*) ainsi qu'une seule direction principale de croissance, celle de l'allongement (Tableau 6 et Pl. 3, *3*).

Tableau 6 : fréquences des mitoses dans 6 classes d'orientations différentes pour des ébauches stipulaires groupées en 3 classes d'après leur longueur. Entre parenthèses figurent les fréquences relatives (par colonne).

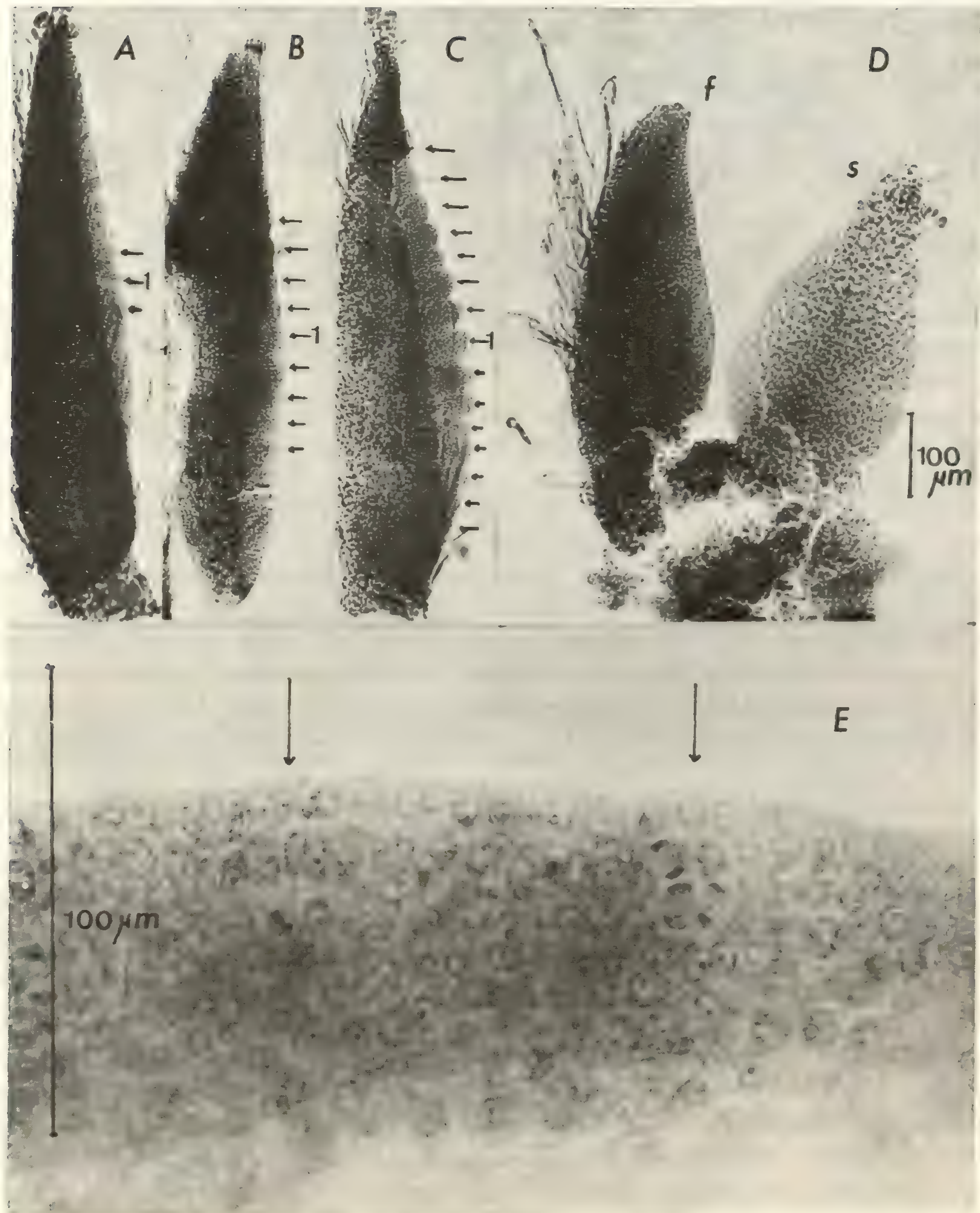
Longueur (µm)	100-300	400-600	1200
Nombre	3	3	1
I = 170°-15°	23 (47)	63 (47)	36 (40)
II = 20°-45°	6 (12,5)	9 (7)	7 (8)
III = 50°-75°	0 (0)	7 (5,5)	7 (8)
IV = 80°-105°	5 (10)	11 (8)	8 (9)
V = 110°-135°	3 (6)	12 (9)	5 (5)
VI = 140°-165°	12 (24,5)	31 (23,5)	27 (30)
Total	49 (100)	133 (100)	90 (100)

La mérèse cesse d'abord à l'apex puis la zone différenciée s'étend progressivement vers la base de la stipule. La Pl. 3, *4* montre l'augmentation de la longueur de la zone méristématique dans les jeunes stades (L $<$ 3 mm) puis sa réduction rapide. Pour une longueur de 5 mm, soit le tiers de la longueur finale, la stipule ne présente plus de mitoses.

CONCLUSION

1. Mécanismes généraux

La forme est fixée très précocement, avant que la longueur de l'ébauche n'atteigne 1,5 mm. Sachant que la feuille adulte mesure 25 cm, si on prend comme variable la longueur,



Pl. 5. — **A-C,** profils de jeunes ébauches sectionnées longitudinalement montrant l'ordre d'apparition des lobes ; les flèches indiquent la position des lobes. Longueurs respectives des ébauches : 1185, 1000 et 1080 µm, **D,** jeune ébauche vue de profil (f) et sa petite stipule (s) ; **E**, feuille montée à plat : mise au point sur les couches cellulaires internes du jeune limbe (d'où le manque de netteté, les couches superficielles abaxiales et adaxiales étant partiellement visibles). Les flèches indiquent, d'une part un ensemble de 4 mitoses (dont une prophase) et, d'autre part, une métaphase isolée qui pourraient être à l'origine de lobes. La longueur de l'ébauche est de 250 µm.

la croissance est organogène pendant les premiers 0,6 % de l'allongement, seulement histogène pendant les 99,4 % restant. Il s'agit là d'un caractère très général que nous avons déjà constaté (Jeune, 1978, 1982). Comme l'écrivent Bugnon & Turlier (1977), « la période cruciale pour la morphogenèse se situe entre le moment de l'initiation et celui de la construction de la jeune feuille dont tous les territoires essentiels viennent d'être mis en place. Or, le plus souvent, cette période correspond à une dimension d'appendice qui se situe dans l'ordre du millimètre ».

A 1,5 mm de longueur, l'ébauche est évidemment loin d'avoir cessé toute activité mitotique. Il semble d'ailleurs que la fin de la mérèse se situe, suivant les espèces, à une taille de 2/3 de la taille adulte (Sunderland, 1959), ou la moitié (Maksymowych, 1973) ou même au 1/3 de la taille finale comme pour les stipules de *Castanea* (également, Jeune 1972, 1980). Pour le déterminisme de la forme, la qualité des mitoses vaut donc mieux que leur quantité.

La microchirurgie confirme d'ailleurs ceci, puisque la modification de la forme ou la régénération ne peuvent être obtenues qu'après expérimentation sur de très jeunes ébauches (Neville, 1964 ; Sachs, 1969 ; Woltz & Neville, 1976 ; Jeune, 1972, 1979). Il faut ici signaler la divergence de points de vue entre morphologistes (la période cruciale de la croissance est précoce et courte) et physiologistes (les phénomènes physiologiques de la croissance : poids, photosynthèse, échanges d'eau, de carbone..., sont mesurés sur des ébauches déjà grandes (Charles-Edwards, 1979 ; Thornley & coll., 1981).

Le développement du limbe ne peut, en aucun cas, être attribué à un méristème marginal ou submarginal si on utilise comme critère l'activité mitotique, l'ébauche étant entièrement méristématique et les mitoses d'élargissement étant plus rares dans la zone marginale. Tout au plus pourrait-on admettre que les premières mitoses liées aux lobes sont dans la seconde ou troisième assise cellulaire (Pl. 5, *E*), comme chez *Myriophyllum* (Turlier, 1972), mais sans pour cela attribuer une valeur particulière à ces divisions. Nous rejoignons donc les auteurs qui minimisent le rôle des cellules marginales ou submarginales (Fuchs, 1966, 1975 ; Bugnon, Dulieu & Turlier, 1966 à 1969 ; Thomasson, 1969, 1970 ; Jeune, 1972, 1980 ; Maksymowych, 1973 ; Jérémie, 1973 ; Stewart & Dermen, 1975 ; Coleman & Greyson, 1976 ; Dubuc-Lebreux & Sattler, 1981) contrairement à ceux qui accordent un rôle privilégié à ces cellules (Lignier, 1887 ; Avery, 1933 ; Foster, 1936 ; Hara, 1957 ; Codaccioni, 1962 ; Hagemann, 1970, 1973 ; Kurbs, 1973 ; Nishino, 1976 ; Mahendra & coll., 1978 ; Franck, 1979 ; Trivedi & coll., 1980).

Les directions principales de la croissance dans les très jeunes stades correspondent aux directions des nervures. En effet, la feuille comporte deux directions de croissance principales correspondant aux directions du rachis et des nervures latérales, alors que les stipules n'ont qu'une direction de croissance privilégiée, celle de leurs nervures parallèles. Ce résultat confirme des études précédentes (Bugnon & coll., 1969 ; Jeune, 1972, 1979).

2. Mécanismes spécifiques

La cinétique de la formation des lobes est très particulière. Il y a formation quasi simultanée de tous les lobes sur des ébauches relativement âgées, alors qu'en général l'initiation des lobes est très progressive, par fonctionnement de centres générateurs, et débute

très tôt. Nous avons même constaté que les centres générateurs commencent toujours à fonctionner quand la taille est inférieure à 600 μm (Jeune, 1982).

Une observation précise montre, en fait, que les lobes apparaissent de façon acropète et basipète (type mixte de Trécul, 1853 ; divergent de Troll, 1935) conformément aux études de Hagemann (1970, 1973) pendant une période très brève, quasiment à longueur constante (Pl. 2, *1* ; 5, *A-C*). Il n'y a donc pas de centres générateurs de lobes au sens défini ici dans l'introduction.

Une autre différence est perceptible au niveau de l'activité mitotique. Il semble bien que la lobation ne soit pas provoquée par une répartition inégale des mitoses d'orientations différentes, ce qui est fréquemment observé (Jeune, 1979) mais plutôt par une densité plus élevée des mitoses dans les zones destinées à devenir des lobes (Pl. 4, *3*).

3. Synthèse

Les mécanismes généraux de croissance mis à part, la feuille de *Castanea sativa* montre une mise en place de territoires foliaires très particulière :

La feuille se présente, morphogénétiquement parlant, comme une unité dont les éléments latéraux ne sont que des extensions du rachis apparaissant tardivement. Au contraire, les feuilles de *Myriophyllum*, *Hottonia* ou *Vicia*, par exemple, correspondent à une somme d'éléments développés successivement à partir de centres générateurs.

Il se peut que la différence soit essentielle et distingue deux mécanismes de croissance irréductibles l'un à l'autre, mais il se peut également qu'à partir d'un mécanisme unique d'induction rythmique des éléments latéraux, deux types de croissance aient pu s'individualiser :

a) Induction suivie immédiatement de la formation des éléments latéraux, d'où l'observation des centres générateurs (même rythmicité entre induction et initiation) ;
b) Induction non suivie de formation immédiate ; développement prolongé du rachis puis seulement initiation des lobes, qui peut être très rapide puisqu'ils sont alors tous induits.

Cette hypothèse présente deux avantages : elle fait dériver les deux types de feuilles d'une même origine, ce qui paraît logique et elle s'accorde bien avec le fait que l'initiation des lobes est précoce quand on observe des centres générateurs et tardive dans le cas contraire.

BIBLIOGRAPHIE

Avery, G. S., 1933. — Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20 : 565-590.

Bugnon, F., Dulieu, H. & Turlier, M. F., 1969. — Rapports entre les directions fondamentales de croissance dans l'ébauche et la nervation foliaire. *C. r. Acad. Sc., Paris*, sér. D, 268 : 48-50.

BUGNON, F. & TURLIER, M. F., 1977. — Bases morphologiques fondamentales pour une étude de la morphogénèse foliaire. *Rev. Gen. Bot.* 84 : 333-340.

CHARLES-EDWARDS, D. A., 1979. — A model for leaf growth. *Ann. Bot.* 44 (5) : 523-535.

CODACCIONI, M., 1962. — Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupilifères. *Rev. Cyt. et Biol. vég.* 25 (1-2) : 1-208.

COLEMAN, W. K. & GREYSON, R. I., 1976. — The growth and development of the leaf in tomato (Lycopersicum esculentum) II : Leaf ontogeny. *Canad. J. Bot.* 54 (3) : 2074-2717.

DUBUC-LEBREUX, M. A. & SATTLER, R., 1981. — Développement des organes foliacés chez Nicotiana tabacum L. et le problème des méristèmes marginaux. *Phytomorphology* 30 (1) : 17-32.

DULIEU, H. & BUGNON, F., 1966. — Chimères chlorophylliennes mériclines et ontogénie foliaire chez le tabac (Nicotiana tabacum L.). *C. r. Acad. Sc., Paris*, sér. D, 263 : 1714-1717.

DULIEU, H., 1968. — Emploi des chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire. *Bull. Soc. Bot. Bourgogne* 25 : 1-60.

FOSTER, A., 1936. — Leaf differenciation in Angiosperms. *Bot. Rev.* 2 : 349-372.

FRANCK, D. H., 1979. — Development of vein pattern in leaves of Ostrya virginiana (Betulaceæ). *Bot. Gaz.* 140 (1) : 77-83.

FUCHS, C., 1966. — Observations sur l'extension en largeur du limbe de Lupinus albus L. *C. r. Acad. Sc., Paris*, sér. D, 263 : 1212-1215.

FUCHS, C., 1975. — Ontogénèse foliaire et acquisition de la forme chez le Tropæolum peregrinum L. I. Les premiers stades de l'ontogénèse du lobe médian. *Ann. Sc. Nat., Bot., Paris*, sér. 12, 16 : 321-390.

HAGEMANN, W., 1970. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jahrb.* 90 (3) : 297-413.

HAGEMANN, W., 1973. — The organization of shoot development. *Revista de Biologia* 9 (1-4) : 43-67.

HARA, N., 1957. — On the types of the marginal growth in dicotyledonous leaves. *Bot. Mag. Tokyo* 70 : 110-114.

JÉRÉMIE, J., 1973. — *Recherches sur la croissance foliaire du Nicotiana tabacum L. cvar. « Cabot enation »*. Thèse 3e cycle, Paris, 1 vol., 110 p.

JEUNE, B., 1972. — Observations et expérimentation sur les feuilles juvéniles de Paulownia tomentosa H. Bn. *Bull. Soc. Bot. France* 119 : 215-230.

JEUNE, B., 1978. — Sur le déterminisme de la forme des feuilles de dicotylédones. *Adansonia*, sér. 2, 18 (1) : 83-94.

JEUNE, B., 1979. — *Sur la détermination de la forme de quelques feuilles simples et à développement basipète chez les dicotylédones.* Thèse, Paris, 2 vol. Ronéo, 369 p.

JEUNE, B., 1980. — Croissance des feuilles et stipules du Gallium palustre L. subsp. elongatum (Presl.) Lange et valeur phylogénique de ces données de morphogénèse. *Adansonia*, sér 2, 19 (4) : 451-465.

JEUNE, B., 1982. — Modèle empirique du développement des feuilles de dicotylédones. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., section B, *Adansonia* 3 (4) : 433-459.

KURBS, S., 1973. — Vergleichend entwicklungsgesdrichtliche Studien an Ranunculaceen-Fiederblättern. *Bot. Jahrb.* 93 (1) : 130-167 et 93 (3) : 325-371.

LIGNIER, O., 1887. — Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées. *Archives Bot. Nord de la France* 3 : 1-455.

MAHENDRA, K., BAIRATH, I. & NATHAWAT, G. S., 1978. — Shoot apical organization, development of leaf and axillary bud, and floral transition in Crotalaria Juncea. *Phytomorphology* 28 (1) : 20-30.

MAKSYMOWYCH, R., 1973. — *Analysis of leaf development.* Cambridge Univ. Press, 1 vol., 109 p.

Neville, P., 1964. — Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de Gleditsia triacanthos L. *Ann. Sc. Nat.*, *Bot.*, sér. 12, 5 (4) : 785-798.

Nishino, E., 1976. — Developmental anatomy of foliage leaves, bracts, calyx and corolla in pharbitis nil. *Bot. Mag. Tokyo* 89 : 191-209.

Stewart, R. N., & Dermen, H., 1975. — Flexibility in ontogeny as shown by the contribution of the shoot apical layers to leaves of periclinal chimeras. *Amer. J. Bot.* 62 (9) : 935-947.

Sunderland, N., 1959. — Cell division and expansion in the growth of the leaf. *Jour. of exper. Bot.* 11 (31) : 68-80.

Thomasson, M., 1969. — De la croissance de la feuille du Jasminum nudiflorum Lindl. *Bull. Soc. Bot. France* 116 : 49-56.

Thomasson, M., 1970. — Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille de Jasminum nudiflorum Lindl. *Candollea* 25 (2) : 297-340.

Thornley, J. H. M., Hurd, R. G. & Pooley, A., 1981. — A model of growth of the fifth leaf of tomato. *Ann. Bot.* 48 : 327-340.

Trécul, A., 1853. — Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sc. Nat.*, Bot., 3e sér., 20 : 235-314.

Trivedi, M. L., Chakravorty, S. & Chakravorty, R., 1980. — The shoot apical organization and development of leaf in Eugenia jambolana. *Acta Bot. Indica* 8 (2) : 148-153.

Troll, W., 1935. — Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. *Nova Acta Leopold.* 2 : 315-455.

Turlier, M. F., 1972. — Recherches sur l'organogénèse foliaire précoce. 1. Deux espèces types pour les ramifications dichotome et latérale (Ceratophyllum demersum L. et Myriophyllum spicatum L.) *Rev. Gen. Bot.* 79 : 297-308.

Woltz, P. & Neville, P., 1976. — Morphogénèse chez Gleditsia triacanthos L. X. Reconstitution du méristème de l'ébauche de la feuille 6 après incision radiale. *Rev. Gen. Bot.* 83 : 37-52.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 1-2 : 103-105.

Espèce et combinaison nouvelles de Fougères des Mascareignes

M.-L. Tardieu-Blot

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Dicranopteris* des Mascareignes. Établissement d'une combinaison nouvelle.

Summary : Description of a new species of *Dicranopteris* from the Mascarenes Islands. Establishment of a new combination.

Marie-Laure Tardieu-Blot, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

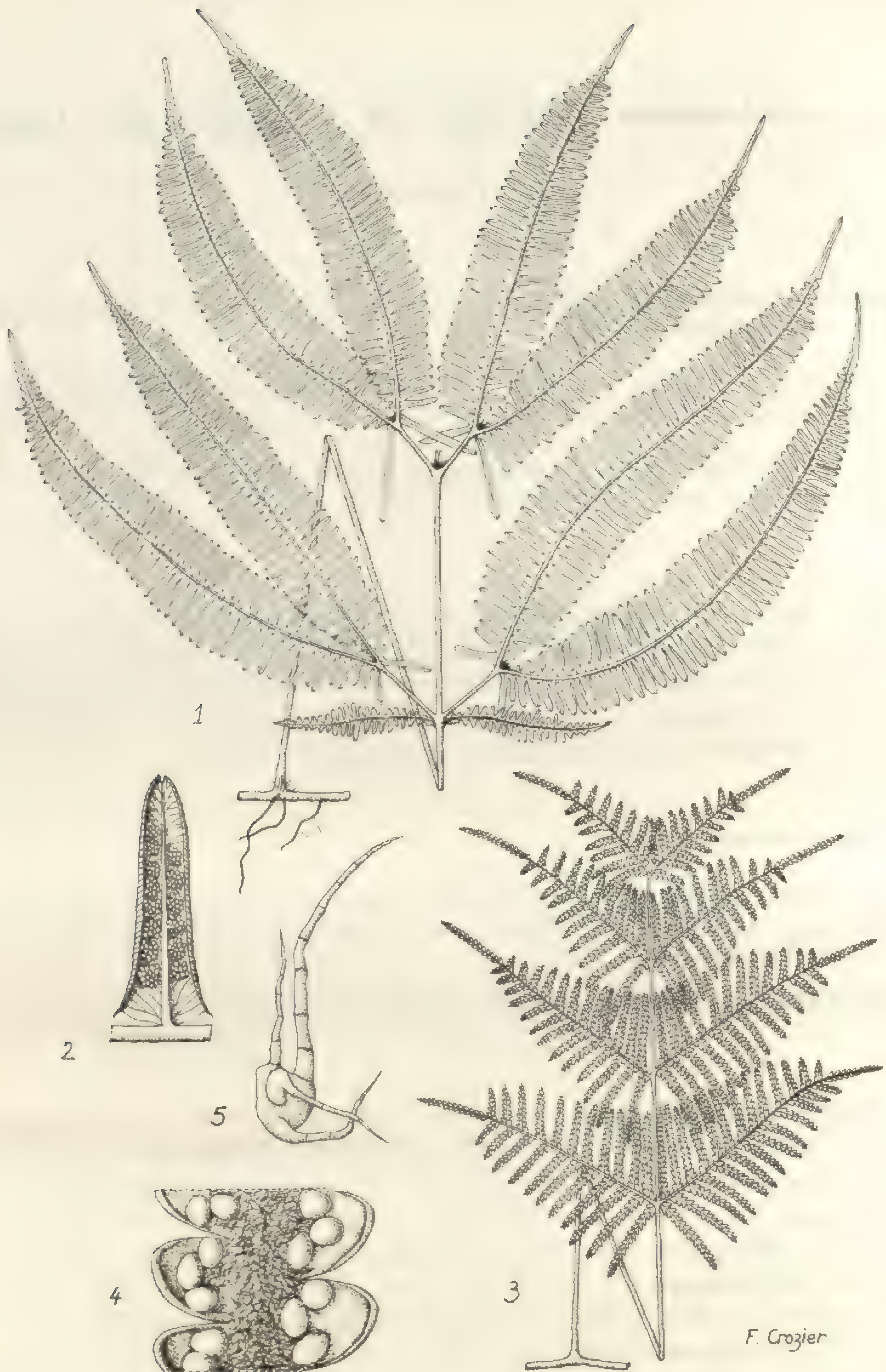
Ayant déjà donné une liste des Fougères des Mascareignes (*Notulæ systematicæ* 16 : 151, 1960), nous avons repris cette étude dans le cadre de la publication, actuellement en cours, de la Flore de ces Iles. Les importantes récoltes récentes de Bosser, Cadet, Badré, Lorence, ne nous ont apporté que peu de taxons nouveaux de Ptéridophytes et nous publions ici une espèce et une combinaison nouvelles.

Dicranopteris cadetii Tardieu, *sp. nov.*

Frondes dichotomæ, ca. 60 cm altæ, 2-3 furcatæ ; rami ultimi apicem versus 4 cm caudati, rami adjuncti 5-7 cm longi, 0,5-1,5 cm lati, leviter lobati vel subintegri ; folia stipuliformia subintegra, 0,5 cm longa, rachidibus furcatis.

Type : *Cadet 4448*, La Réunion, La Confiance (St. Benoît), massif du Cratère, 300 m (holo-, P !).

Plante dressée, haute de 60 cm, à rhizome rampant, presque nu, portant seulement, au départ des pétioles, des poils roux, linéaires, multicellulaires, épaissis à la base munie de quelques prolongements. Rachis bifurqué 2-3 fois, portant quelques poils roux, multicellulaires. Bourgeon avorté couvert de poils roux et protégé par des folioles stipulaires longues de 0,5 cm, oblongues, subentières. Premières bifurcations des frondes longues de 25 cm, redivisées elles-mêmes à 5 cm de leur base. Bifurcations ultimes seules foliacées, brusquement caudées sur 4 cm à leur sommet, les segments foliaires ayant environ 2 cm de longueur et 0,2 cm de largeur. Pennes accessoires présentes à toutes les bifurcations, défléchies, longues de 5-7 cm, larges de 0,5-1,5 cm, les inférieures lobées sur la moitié de leur largeur, celles des bifurcations suivantes seulement sinuées. Surfaces glauques. Nervures latérales deux fois bifurquées, les basales de deux segments voisins presque parallèles à la nervure médiane, se rapprochant près de la marge. Sporanges 8-10 par sore.



Pl. 1. — **Dicranopteris cadetii** Tardieu : **1**, aspect général × 0,55 ; **2**, un lobe fertile × 3,5. (*Cadet 4448*). — **Gleichenia boryi** var. **madagascariensis** (C. Chr.) Tardieu : **3**, aspect général × 0,55 ; **4**, face inférieure du limbe × 16 ; **5**, poil. (*Cadet 4307*).

Voisin du *Dicranopteris linearis* (Burm. f.) Und. avec lequel il est parfois en mélange ; en diffère par son port dressé, sa petite taille, l'extrémité brusquement rétrécie et caudée de ses bifurcations, les pennes accessoires très étroites, à peine lobées, la teinte tout à fait glauque qui, d'après Cadet, le fait reconnaître tout de suite sur le terrain.

Autres matériels étudiés : La Réunion : *Bédier 103*, Brûlé, sur coulée de lave, végétation pionnière, P ; *Cadet 4804*, Massif de la Caroline, hauts du Bras Panon, 250 m, P ; *5363*, Brûlé, sur coulée de lave, végétation pionnière, P. — Ile Maurice : *Guého, Mau 16050*, Mt. La Selle (localisé dans les fossés avec *Philica, Philippia, Helichrysum*), P. — Madagascar : *Humbert 19530*, Plateau de l'Isalo, 600-1000 m, P ; *Peltier 5934*, Soamirana, Fort Dauphin, P.

COMBINAISON NOUVELLE

Gleichenia boryi Kunze var. **madagascariensis** (C. Chr.) Tardieu, *comb. nov.*

— *Gleichenia madagascariensis* C. Chr. ex C. Chr., Dansk Bot. Ark. 7 : 173 (1932), *descr.* ; *in* Perrier Cat. : 64 (1932), *nom. nud.*

Type : *Perrier 15525*, Madagascar, P !

Espèce présente aussi à la Réunion : *Cadet 4307*, entre le Bras Jean Lauret et le Bras Citron, P.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1982.

Le 4e trimestre de l'année 1981 a été diffusé le 21 juillet 1982.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 001 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fonde en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur des collections conservees dans ses Laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nº 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nº 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nº 1 à 70 ; Botanique, nº 1 à 35 ; Écologie générale, nº 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nº 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divise en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977) 1979, 162 p., fig., pl.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 88 vol. parus.
— Flore du Gabon, 24 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 19 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 11 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 22 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP. Paris 6.193.02.K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP. Paris 4.481.43.T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP. Paris 14.522.31.T)

Abonnements 1982 : France : 160 F ; Étranger : 190 F.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0240-8937

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique
phytochimie

SERIE T. 4 1982 Nos 3-4

Juillet-Septembre/Octobre-Décembre 1982

MISSOURI BOTANICAL

MAR 9 1983

GARDEN LIBRARY

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : A. Aubréville, Paris ; J. Bosser, Paris ; E. Boureau, Paris ; F. Ehrendorfer, Vienne ; F. R. Fosberg, Washington ; F. Hallé, Montpellier ; J.-L. Hamel, Paris ; V. H. Heywood, Reading ; L. A. S. Johnson, Sydney ; S. Jovet, Paris ; C. Kalkman, Leiden ; A. Le Thomas, Paris ; R. Letouzey, Paris ; D. Molho, Paris ; R. E. G. Pichi-Sermolli, Perugia ; P. H. Raven, St Louis ; R. Schnell, Paris ; A. Takhtajan. Léningrad ; M. Van Campo, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les clés.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-parts seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1982

Abonnement général (Sections A, B, C) : 1 000 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 620 F.
Section B : Adansonia, botanique : 280 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 180 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **4**, 1982, section B, *ADANSONIA*, nos 3-4

SOMMAIRE — *CONTENTS*

SCHOTSMAN, H. D. — Biologie florale des Callitriche : étude sur quelques espèces d'Espagne méridionale 111

Floral biology of Callitriche : study on some Southern Spain species.

JACQUES-FÉLIX, H., LETOUZEY, R. & SATABIÉ, B. — Note sur le stipe hypogé du Raphia regalis Becc. (Arecaceæ-Lepidocarynæ) 161

Note on the hypogaeous stipe of Raphia regalis Becc. (Arecaceæ-Lepidocarynæ.)

DICKISON, W. C. — Vegetative anatomy of Oncotheca macrocarpa, a newly described species of Oncothecaceæ 177

Anatomie de l'appareil végétatif d'Oncotheca macrocarpa, une espèce d'Oncothecaceæ décrite depuis peu.

VEYRET, Y. — Apomixie et variation chez Epidendrum nocturnum Jacq. (Orchidaceæ) 183

Apomixy and variation in Epidendrum nocturnum Jacq. (Orchidaceæ).

VILLIERS, J.-F. — Une nouvelle espèce du genre Entada Adans. (Leguminosæ, Mimosoideæ) en Afrique occidentale 193

A new species of Entada Adans. (Leguminosæ, Mimosoideæ) in Western Africa.

TOUTAIN, B. & NYUIADZI, K. J. — Structure et écologie de quelques formations herbeuses non inondées de l'Ouest de la Haute-Volta 199

Structure and ecology of some non-flooded herbaceous formations in Western Upper-Volta.

SCHNELLER, J. J. & SCHMID, B. W. — Investigations on the intraspecific variability in Athyrium filix-femina (L.) Roth 215

Étude de la variabilité intraspécifique d'Athyrium filix-femina (L.) Roth.

Revue bibliographique 229

Reviews.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 111-160.

Biologie florale des *Callitriche* : étude sur quelques espèces d'Espagne méridionale

H. D. Schotsman

Résumé : Divers aspects de la biologie florale ont été étudiés chez 5 espèces du genre *Callitriche* provenant du Sud de l'Espagne (Prov. de Cadiz). Il s'agit de *C. brutia* Pet., *C. cribrosa* Schotsm., *C. lenisulca* Clav., *C. lusitanica* Schotsm., *C. regis-jubæ* Schotsm. Deux modes de pollinisation ont été distingués : 1) par contact entre anthère et stigmate(s) ; 2) sans contact entre anthère et stigmates.

1. Le contact peut s'établir principalement par 2 mécanismes : a) l'étamine se courbe vers un stigmate. Ce contact peut s'effectuer dans l'air (*C. regis-jubæ* : forme terrestre) ou dans l'eau (*C. brutia* : toutes les formes) ; b) l'étamine reste droite, souvent dressée ; 1 ou 2 stigmates, plus ou moins courbés, touchent l'anthère. Ce type de pollinisation est aérien (*C. regis-jubæ*, forme à rosettes ; parfois chez des formes à rosettes de *C. lenisulca* et *C. lusitanica*) ou hyp-hydrophile (*C. lenisulca* et *C. lusitanica* : formes submergées).
2. Chez *C. cribrosa* (formes terrestre et à rosettes), la pollinisation est aérienne ; l'ep-hydrophilie est probable (grains de pollen flottants). La pollinisation hyp-hydrophile est notamment possible chez *C. lusitanica* (pollen libéré en « espace clos » entre les feuilles : cléistogamie de 2e ordre).

Les espèces ayant le premier mode montrent les rapports pollen/ovule les plus bas et les pourcentages de méricarpes réussis les plus élevés. La pollinisation par une étamine se courbant vers un stigmate donne le meilleur rendement en méricarpes.
Au contact avec l'eau, le pollen de certaines espèces se mouille plus ou moins rapidement ; le pollen de *C. cribrosa* ne se mouille pas. Chez quelques espèces à pollinisation par contact, le pollen germe dans des anthères submergées (*C. brutia*, *C. lenisulca* : « brosses » de tubes polliniques).
La pollinisation par contact conduit à la géitonogamie obligatoire. Des espèces à pollinisation aérienne sans contact montrent une forte tendance à la géitonogamie, mais des croisements entre des individus voisins sont possibles. Cependant, l'hybridation interspécifique est rarissime : on connaît un seul hybride.
Chez des espèces hyp-hydrogames obligatoires, l'exine est fortement réduite ou absente. Des rapports existent entre les types de pollinisation, l'anatomie de l'anthère et la déhiscence.
Dans la discussion, les observations effectuées sur les espèces espagnoles ont été comparées avec les résultats que l'auteur a obtenus chez quelques autres représentants du genre *Callitriche*. Certaines tendances évolutives ont été discutées. Le dernier chapitre résume quelques comparaisons entre la biologie florale des *Callitriche* et celle d'autres Angiospermes aquatiques.

Summary : Some aspects of the floral biology of the following *Callitriche*-species from S. Spain (prov. of Cadiz) have been studied : *C. brutia* Pet., *C. cribrosa* Schotsm., *C. lenisulca* Clav., *C. lusitanica* Schotsm., *C. regis-jubæ* Schotsm. Two modes of pollination can be distinguished : 1) with contact between anther and stigma (" contacters ") ; 2) without contact between anther and stigma (" non-contacters ").

1. Contact can be realized principally in 2 ways : a) the stamen bends towards a deflexed stigma. This mechanism is effectuated in the air (*C. regis-jubæ* : terrestrial form) or in the water (*C. brutia* : all forms hyphydrogamous ; occasionally in immerged flowers of *C. regis-jubæ*) ; b) stamen straight, mostly upright ; 1 or 2 stigmas bend to the anther of a nearby stamen. Contact may be aerial : *C. regis-jubæ*, rosette-bearing form ; sometimes in rosette-bearing forms of *C. lusitanica* and *C. lenisulca*. Contact in the water exists in submerged forms of *C. lenisulca* and *C. lusitanica*. In *C. lenisulca*, one stigma of each ♀ flower bends upward to the anther of a younger ♂ flower in the next leaf-pair, the other bends downward to the anther of an older stamen in the preceding leaf-pair.

2. *C. cribrosa* (terrestrial and rosette-bearing forms) has aerial pollination. However, ephydrophily by floating pollen-grains is probable in nature (experiments *in vitro*). Hyphydrophilous pollination without contact may be possible a.o. in *C. lusitanica* by pollen released and enclosed between the leaves (second-order cleistogamy).

" Contacters " have smaller anthers, containing less pollen-grains than " non-contacters " ; they have a lower ratio pollen/ovule and a higher percentage of well developped mericarps. Especially pollination by bending of a stamen is very effective.

Pollen of " non-contacters " with aerial pollination does not become wetted in contact with the water. Pollen of *C. lusitanica* and *C. lenisulca*, occasionnaly shed dry from emerged anthers, becomes wetted after some time. In some " contacters " pollen germinates in the submerged anther : pollen-tubes form a " brush " between stigma and anther (*C. brutia*, *C. lenisulca*).

Pollination with contact results in obligate geitonogamy. In " non-contacters " with aerial pollination there is a strong tendency to geitonogamy (second-order autogamy), but cross-pollination between neighbouring individuals is possible. Interspecific hybrids, however, are extremely rare : only one is known (sterile ; $2n = 15$; probably *C. cophocarpa* × *C. platycarpa*).

The exine in obligate hyphydrogamous species (a.o. *C. brutia*) is severely reduced or absent. In spite of their generally hyphydrophilous pollination pollen-grains of *C. lenisulca* and *C. lusitanica* have an ornemented exine.

Relations exist between types of pollination, anatomical structure of the anther and dehiscence.

In the discussion the results are compared with some observations effectuated in other *Callitriche* species. Some comparisons with other aquatic Angiosperms are mentionned.

Henriette D. Schotsman, L.A. 2 18 du C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Les recherches sur la biologie florale des plantes aquatiques ont réellement débuté au cours de la 2e moitié du XIXe siècle.

Delpino (1870, 1871) résuma et commenta, d'après ses observations personnelles, les premiers travaux sur la pollinisation hydrophile. Il distingue la pollinisation « subacquea » (hyp-hydrophile) et la pollinisation « natante o a livello dell'acqua » (ep-hydrophile).

Au XXe siècle, les études sur la biologie florale connaissent des périodes de déclin et de nouvel essor. C'est surtout avec les travaux de M. Ernst-Schwarzenbach, relatifs

aux *Hydrocharitaceæ* (1945, 1951, 1956) que commencent des recherches plus suivies et détaillées.

Actuellement, l'intérêt porte notamment sur les Angiospermes marines. D'importantes études ont été effectuées à leur sujet : Pettitt & Jermy (1975) ; Ducker & Knox (1976) ; Ducker, Pettitt & Knox (1978) ; De Cock (1980) ; Pettitt (1980) ; Pettitt, Ducker & Knox (1981).

La biologie florale des *Callitrichaceæ*, resta, dans son ensemble, mal connue jusqu'à nos jours. Le développement et la structure de l'anthère ont été étudiés sur quelques espèces par le monographe du genre, Hegelmaier (1864, 1867). Il décrivit notamment les épaississements dans les cellules de l'endothécium chez certaines *Eu-Callitriche*, nota la réduction de ces bandes lignifiées chez *C. hamulata* ainsi que leur absence chez *C. hermaphroditica*. Hegelmaier examina aussi le connectif de cette dernière espèce et constata que celui-ci se termine « blind und kuppenförmig » dans l'anthère. Il note également que le pollen de *C. hermaphroditica* est pourvu d'une seule membrane. D'après Van Campo-Duplan (1951), des grains de pollen semblables existent aussi chez *C. hamulata.* D'autres types de pollen ont été mentionnés par Cranwell (1942) et par Erdtman (1966).

La pollinisation de *C. hermaphroditica* avait déjà attiré l'attention de Jönsson (1883-1884), mais ses observations restèrent incomplètes. Sculthorpe (1967) suppose que le pollen des espèces submergées *C. hermaphroditica* et *C. truncata* flotte dans l'eau à toute profondeur ; quelques grains pourraient ainsi atteindre des stigmates et y adhérer. L'auteur considère que cette pollinisation est tout à fait aléatoire et paraît étonné que, d'après Clapham, Tutin & Warburg (1962), *C. hermaphroditica* soit, parmi les Callitriches britanniques, l'espèce la plus fructifère. Faegri & Van der Pijl (1979) ont une autre opinion : ils pensent que le pollen de *C. hermaphroditica*, libéré dans l'eau, monte vers la surface où — toujours d'après ces auteurs — s'exposent les stigmates.

Arber (1920 ; 1963) et Sculthorpe (*l.c.*) suggèrent que la pollinisation des espèces amphibies s'effectue par des insectes et probablement aussi par le vent. D'après ce dernier auteur, les espèces terrestres, e.g. *C. brachycarpa*, paraissent anémophiles. Proctor & Yeo (1975) supposent également que, chez les espèces amphibies et terrestres, le vent est le vecteur qui transporte le pollen.

Le manque d'observations précises sur la pollinisation ne conduit pas seulement aux opinions contradictoires, mais parfois aussi aux conclusions erronées sur les conséquences de la pollinisation : on admet, sans vérification, la possibilité d'hybridation entre plusieurs espèces (Clapham, Tutin & Warburg, 1962 : *C. hamulata* × *C. obtusangula* ; Hedberg & Hedberg, 1977 : hypothèse sur l'origine de certains nombres chromosomiques).

Au cours de nos études biosystématiques sur les Callitriches, nous avons abordé quelques aspects de la biologie florale. Ainsi ont été décrites et figurées pour la première fois, d'après nos observations personnelles sur du matériel vivant, la disposition et les modèles des fleurs ainsi que la pollinisation hyp-hydrophile chez *C. hamulata* Kütz. ex Koch (Schotsman, 1954, 1958) et chez *C. brutia* Pet. (Schotsman, 1961*a*, sous le binôme *C. pedunculata* DC.), l'aposporie de *C. palustris* L. (Schotsman, 1954), la pollinisation de l'espèce terrestre *C. deflexa* A. Br. (Schotsman, 1961*a*), quelques modèles de fleurs chez *C. truncata* Guss. subsp.

occidentalis (Rouy) emend. Schotsm. et *C. lusitanica* Schotsm. (SCHOTSMAN, 1967*a*), ainsi que celles de *C. lenisulca* Clav. (SCHOTSMAN & ANDREAS, 1974), etc...

Les résultats des études sur des exemplaires séchés permettent parfois d'en tirer certaines conclusions :

Nous avons pu suggérer chez *C. fassettii* Schotsm. (1966) et *C. pulchra* Schotsm. (1967*a*) la pollinisation submergée, chez *C. lusitanica* Schotsm. (1967*a*) deux modes différents de pollinisation, chez *C. hermaphroditica* L. (1967*a*) la pollinisation entre les feuilles (« en espace clos »). Dans cette dernière publication le phénomène de l'autofécondation (au point de vue génétique) que nous avions trouvé chez plusieurs espèces, a été signalé comme l'un des mécanismes d'isolement qui opèrent entre ces espèces.

Étant donnée l'importance que présente la biologie florale pour la connaissance des plantes aquatiques, en général, et pour la biosystématique des *Callitrichaceæ*, en particulier, nous avons entrepris dans les années 1979-1981 une étude détaillée sur 4 espèces réparties en Espagne (SE) ; il s'agit de *C. cribrosa* Schotsm., *C. lenisulca* Clav., *C. lusitanica* Schotsm. et *C. regis-jubæ* Schotsm. De plus, dans la même région, des observations complémentaires ont été effectuées sur *C. brutia* Pet.

Dans ce présent travail, nous traitons, pour chacune de ces espèces, notamment les sujets suivants :

— disposition des fleurs ;
— modèles des fleurs mâles : orientation de l'étamine, déhiscence de l'anthère, structure de la columelle et de l'endothécium ;
— modèles des fleurs femelles : orientation des stigmates ;
— pollen : présentation, transfert, germination ;
— pollinisation : mécanisme, rapport entre pollinisation et disposition des fleurs, rapport entre pollinisation et son milieu ;
— efficacité de la pollinisation : pourcentage de méricarpes développés.

Ces résultats sont ensuite commentés et comparés avec ceux obtenus chez quelques autres espèces du genre et notre travail se termine par une comparaison entre certains aspects de la biologie florale chez les Callitriches et ceux d'autres plantes aquatiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ESPÈCES ESPAGNOLES

Les 5 espèces ont été récoltées dans la partie SE de la province de Cadiz.

C. brutia Pet. : Espèce très répandue. Les observations ont été effectuées sur plusieurs populations.

C. cribrosa Schotsm. : Population principale : Cortijo de Cañuelo, alt. 25-30 m ; pH : 7,0-7,4 ; effervescence faible. Ruisseau traversant un pré ; une de ses rives bordée d'arbustes et de fougères. Population des Callitriches longue de 13,5 m, large de 2 m, comprenant au mois d'avril surtout des formes aquatiques. Le dessèchement progressif conduisait, au mois de mai, à la formation des accommodats transitoires et terrestres.

C. lenisulca Clav. : Près de Estacion San Roque ; alt. env. 10 m ; fossé formant un bassin ayant 1,50 m de diam. ; profondeur de l'eau 50-60 cm. Les *Eucalyptus*, ombrageant cette station, ont été abattus pendant la période de nos recherches (avril/mai 1979). La population de *C. lenisulca*, petite, se compose de quelques touffes encore submergées, à feuilles sublinéaires, plusieurs petits groupes à rosettes flottantes et des formes de transition.

C. lusitanica Schotsm. : Las Habas ; région à roches quartziteuses ; vallée marécageuse à Graminées, *Carex*, *Iris*, *Urginea*, *Fedia*. Parmi les bassins de différentes dimensions (superficie de 2-30 m²) se trouve un seul bassin dans lequel prospère une population de *C. lusitanica*. Cette population s'étalait sur une surface de 3 m² environ et se composait uniquement d'individus submergés. Profondeur de l'eau 40-50 cm. Eau très limpide. Sol sablonneux et vaseux ; pH : 6,3-6,5. Avec *Batrachium sp.* et *C. stagnalis*.

C. regis-jubæ Schotsm. : Plusieurs populations ont été étudiées. Population principale : Castellar de la Frontera ; alt. 120 m ; pH : 7,6-7,8 ; effervescence 0. Suintements et petit cours d'eau qui descendent entre les roches vers l'Embalse, avec bassins profonds en gradins et parties déjà en voie de dessèchement.

Pour la répartition générale des 5 espèces, voir Schotsman (1977). Hormis *C. brutia*, les espèces sont peu communes dans leurs aires géographiques et particulièrement rares au S de l'Espagne.

Autres espèces

Dans la Discussion nous parlons, à titre de comparaison, des résultats obtenus chez quelques autres représentants du genre *Callitriche*. Plusieurs de ces résultats font partie d'études non publiées. Il s'agit des espèces suivantes :

— Espèces terrestres : *C. deflexa* A. Br. : Portugal, Maroc, Açores ; *C. peploides* Nutt. : Amérique du Sud ; *C. sonderi* Hegelm. : Australie ; *C. terrestris* Raf. emend. Torre : Amérique du Sud.

— Espèces amphibies : *C. hamulata* Kütz. ex Koch : Pays-Bas, France ; *C. cophocarpa* Sendtn. : France, Suisse ; *C. obtusangula* Le Gall : France, Espagne, Pays-Bas ; *C. palustris* L. : Europe ; *C. platycarpa* Kütz. : France, Pays-Bas ; *C. stagnalis* Scop. : France, Espagne.

— Espèces submergées : *C. fassettii* Schotsm. : États-Unis ; *C. hermaphroditica* L. : Europe N ; *C. pulchra* Schotsm. : Libye, Gaudos ; *C. truncata* Guss. subsp. *occidentalis* (Rouy) Schotsm. : France, Espagne, Portugal.

— Notons enfin *C. mathezii* Schotsm. qui n'appartient à aucune de ces catégories.

Observations

Anatomie des anthères

Pour l'étude des valves et de la columelle, les anthères, d'abord vidées, ont été colorées au carmin-vert (Laboratoire de Phanérogamie, Paris).

Nous parlons ici seulement des structures telles qu'elles se présentent après la déhiscence. Dans une publication ultérieure nous reviendrons sur leur développement ainsi que sur l'origine des restes cellulaires qui couvrent, chez certaines espèces, la columelle.

Exine

L'enveloppe des grains de pollen de certaines Callitriches hyp-hydrophiles, transparente et sans structure visible, a été jusqu'ici considérée comme dépourvue d'exine. Cependant, des recherches récentes, notamment au microscope électronique par transmission, ont démontré chez quelques autres Angiospermes aquatiques que l'exine existe mais présente une minceur extrême. Chez quelques espèces sous-marines, la présence — ou l'absence — reste problématique. Ce sont seulement les grains filiformes et ceux renfermés dans des tubes mucilagineux qui n'ont pas d'exine (Pettitt, 1980 ; Pettitt & Jermy, 1975).

De telles études approfondies n'ont pas encore été effectuées sur les Callitriches. Nous n'avons donc pas de preuves que l'exine manque vraiment ou qu'elle est extrêmement réduite. Pour cette raison, nous décrivons l'exine du pollen de *C. brutia*, *C. hamulata* et de toutes les espèces submergées comme « extrêmement réduite ou absente ».

Pollinisation

Les espèces espagnoles fleurissent au mois de mars jusqu'au 15 mai environ. Les observations sur ces espèces ont été effectuées sur des populations dans la nature et sur des exemplaires cultivés dans des récipients contenant l'eau et le substratum de leurs stations.

Le comportement des fleurs ainsi que la pollinisation ont été suivis à l'aide d'une loupe binoculaire (sur le terrain) et sous le microscope (dans les cultures).

Des observations supplémentaires (1979, 1980, 1981) et des dessins à l'aide de la chambre claire ont été effectués, d'une part, sur du matériel vivant au « Biologisch Centrum » à Haren (Pays-Bas), d'autre part, sur des plantes cultivées en Sologne (France).

Nombre de fleurs étudiées : *C. brutia* : une cinquantaine. La columelle a été aussi étudiée sur du matériel provenant d'Irlande et de France. *C. cribrosa* : 85. *C. lenisulca* : 350. *C. lusitanica* : 130. *C. regis-jubæ* : 212 et une vingtaine de fleurs immergées.

Des études sur d'autres espèces ont été faites sur des plantes vivantes (*C. cophocarpa*, *C. deflexa*, *C. hamulata*, *C. obtusangula*, *C. palustris*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis*) ou sur du matériel d'herbier, notamment : *C. fassettii*, *C. hermaphroditica*, *C. mathezii*, *C. pulchra*, *C. sonderi*.

Sur des rosettes intactes, il n'est pas possible de voir avec certitude si les grains de pollen flottants germent au contact d'un stigmate ou à quelque distance d'un stigmate. Pour cette raison, nous avons étudié, chez quelques espèces, la germination du pollen flottant *in vitro*, en présence de fleurs femelles. Celles-ci, détachées de la rosette ou encore attachées à leur feuille, flottaient sur l'eau. Les stigmates, en état réceptif mais pas encore pollinisés, touchaient la surface de l'eau sur une longueur plus ou moins importante. Espèces étudiées : *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis*, *C. cribrosa*, *C. lenisulca* et *C. lusitanica* (pollen libéré dans l'air).

Tubes polliniques

Le passage des tubes polliniques dans les stigmates a été étudié au microscope à fluorescence sur des fleurs pollinisées dans la nature (plusieurs espèces) et sur des fleurs flottantes, pollinisées à la surface de l'eau (voir ci-dessus). Nous reviendrons sur ce sujet d'une façon plus détaillée dans une publication ultérieure.

Fixation des fleurs au FAA, puis coloration à l'aniline bleue au phosphate de K (Biologisch Centrum à Haren, Pays-Bas).

pH et effervescence

Le pH du substratum et de l'eau a été mesuré à l'aide des papiers Merck. L'effervescence, à HCl dilué, a été appréciée d'après la vigueur des bulles de gaz dégagées.

Terminologie

Pour éviter toute ambiguïté, il nous paraît utile d'expliquer quelques termes.

Columelle : Le filet de l'étamine se prolonge et se termine à l'intérieur de l'anthère faisant plus ou moins saillie. Pour indiquer cette partie terminale, nous avons adopté le terme « columelle », utilisé par Clavaud sur un dessin représentant l'anthère de *C. truncata*. Nous évitons, pour différentes raisons, le terme « connectif » accepté par Hegelmaier (1864).

Géitonogamie : Hormis *C. mathezii*, espèce quasi dioïque, les Callitriches dont nous parlons dans cet article, sont monoïques et diclines ; elles n'ont jamais de fleurs hermaphrodites.

L'autogamie proprement dite, c'est-à-dire le transport du pollen, dans une fleur hermaphrodite, sur les stigmates de cette même fleur conduisant à l'autofécondation, est donc exclue. Cependant, souvent — et chez certaines espèces toujours —, les fleurs femelles sont pollinisées par les fleurs mâles d'un même individu. Il s'agit donc de géitonogamie. Au point de vue génétique, la

fécondation qui en résulte, est équivalente à l'autofécondation et donc à l'autogamie. Par conséquent, on pourrait nommer la géitonogamie des Callitriches autogamie de 2e ordre.

Pollinisation : Delpino (1870, 1871) avait déjà distingué des « piante idrofile », plantes dont la pollinisation s'effectue par l'eau ; il a divisé ce groupe en 2 catégories : pollinisation à la surface de l'eau (« natante o a livello dell'acqua ») et pollinisation dans l'eau (« subacquea »). Ernst-Schwarzenbach (1945) adopte 3 catégories : pollinisation au-dessus de l'eau, sur l'eau et dans l'eau. Faegri & Van der Pijl (1979) utilisent les termes ep-hydrophilie (sur l'eau) et hyp-hydrophilie (dans l'eau.) Nous suivrons cette dernière terminologie et utilisons le terme hyp-hydrophilie dans le sens strict du mot. La forme terrestre de *C. brutia* et celle de *C. hamulata* présentent un cas spécial : la pollinisation s'effectue dans une goutte de pluie ou de rosée. Nous la considérons comme hyp-hydrophile.

Chez quelques espèces hyp-hydrophiles, les fleurs, et donc le pollen une fois libéré, peuvent rester enfermés dans l'eau entre les feuilles. L'ensemble de ces feuilles constitue une enveloppe plus ou moins close, entourant ainsi plusieurs fleurs. Une telle disposition semble avoir deux conséquences : le pollen reste à l'intérieur de l'enveloppe et une éventuelle entrée du pollen venant du dehors est empêchée. L'effet de cette disposition est donc comparable à celui effectué par le périanthe clos des fleurs cléistogames. Chez les Callitriches, on pourrait parler de cléistogamie de 2e ordre (terme suggéré par N. B. M. Brantjes, Biologisch Centrum à Haren, Pays-Bas).

Nous parlons de pollinisation aérienne lorsque la pollinisation s'effectue dans l'air au-dessus du sol (espèces terrestres ; formes terrestres de certaines espèces amphibies) et dans l'air au-dessus de l'eau (notamment formes à rosettes flottantes). Remarquons toutefois que les milieux dans lesquels se développent les fleurs ne sont pas semblables : dans le premier cas, les fleurs se trouvent complètement dans l'air, mais dans le deuxième cas, les parties inférieures de l'étamine et des stigmates sont immergées.

La pollinisation ep-hydrophile s'effectue par du pollen flottant sur l'eau.

Abréviations

esp. t. : espèce terrestre ; fr : forme aquatique à rosettes flottantes ; fs : forme submergée ; ft : forme terrestre.

GÉNÉRALITÉS

Avant d'aborder notre sujet, il nous paraît utile de donner, très brièvement, quelques remarques générales sur les Callitriches ; nous nous bornons aux espèces qui sont en rapport avec notre étude.

Morphologie et anatomie

Les feuilles, décussées-opposées, de forme linéaire ou spatulée, sont connées à la base. A l'extrémité de la tige, elles peuvent être disposées plus ou moins en spirale ; chez certaines espèces, ces feuilles, spatulées, forment une rosette qui flotte sur la surface de l'eau ou émerge parfois un peu. Hormis *C. mathezii*, quasi dioïque, les Callitriches sont monoïques et possèdent des fleurs unisexuées, se développant à l'aisselle des feuilles, dans le creux de la partie basale plus ou moins ventrue. Chez plusieurs espèces, les fleurs sont solitaires, chez d'autres on trouve une fleur mâle et une fleur femelle ensemble à une aisselle. Dans ce dernier cas, l'étamine est placée vers l'axe, donc vers la tige ; la fleur femelle se situe devant, vers la feuille.

Les fleurs sont très réduites ; la fleur mâle se compose d'une étamine, la fleur femelle d'un ovaire et de deux stigmates filiformes. Bractéoles 0, 1 ou 2, rarement plus.

L'étamine comprend un filet et une anthère à peu près en forme de fer à cheval.

L'anthère s'ouvre à la maturité par une seule fente à proximité du pourtour, séparant ainsi deux valves dont l'une est placée vers la tige, l'autre vers la feuille. La columelle est, chez les diverses espèces, de forme, de dimension et de structure anatomique différentes. Dans le plan médian (par rapport à la tige) elle est soudée à chacune des deux valves sur une longueur plus ou moins importante.

Chez quelques espèces, la couche sous-épidermique de l'anthère — l'endothécium — se compose de cellules pourvues d'épaississements. D'autres Callitriches montrent des épaississements réduits ; ces structures manquent complètement chez les espèces submergées.

La plupart des espèces possèdent un pollen sphérique. Les grains de pollen de *C. obtusangula* sont ellipsoïdaux-ovoïdes ; ceux de *C. platycarpa* se distinguent par leurs formes diverses : sphériques, tétraédriques, ovoïdes.

Le pollen de plusieurs espèces montre une exine finement ornementée. Chez d'autres espèces, l'enveloppe, mince et transparente, n'a pas de sculptures visibles. L'exine pourrait faire défaut ; il est aussi possible qu'elle soit d'une épaisseur extrêmement réduite (voir p. 115).

Parmi les grains de pollen en germination, on trouve parfois, chez certaines espèces, des grains qui forment un deuxième (très rarement un troisième) tube pollinique. Ces tubes peuvent sortir à deux endroits opposés ou à deux endroits plus rapprochés. Par la suite, il n'y a qu'un seul tube qui continue à croître (obs. sur le terrain et *in vitro*). Ce phénomène a été aussi constaté chez *Zostera* (pollen filiforme ; De Cock, 1980).

Le très jeune ovaire se compose de deux loges transversales, mais ultérieurement une deuxième paroi divise l'ovaire en 4 loges dont chacune renferme un seul ovule. A la maturité du fruit, les 4 méricarpes se séparent. Les stigmates, filiformes, d'abord lisses, sont, à la période de réceptivité, pourvus de papilles sur la plus grande partie de leur longueur. Chez la plupart des espèces, les tubes polliniques pénètrent entre les papilles.

Milieu

Certaines Callitriches vivent toujours complètement dans l'eau (espèces submergées obligatoires : notamment *C. hermaphroditica*) ; d'autres se développent uniquement sur sol humide (espèces terrestres obligatoires : notamment *C. deflexa*, *C. sonderi*, etc.). Les espèces submergées et les espèces terrestres se présentent donc sous une seule forme.

D'autres Callitriches, les espèces amphibies, peuvent croître dans l'eau (forme submergée et forme à rosettes flottantes), mais aussi sur sol humide (forme terrestre). Elles se présentent donc sous 3 formes principales.

C. lenisulca et *C. lusitanica* connaissent seulement deux formes : elles peuvent achever leur cycle reproductif sous la surface de l'eau mais développent aussi des rosettes flottantes (*C. lenisulca*) ou flottantes-émergées (*C. lusitanica*) qui portent des fleurs ; ces Callitriches ne forment pas d'accommodats terrestres.

Les espèces à 2, et surtout celles à 3 accommodats, montrent une plasticité végétative

extraordinaire qui se traduit en maintes formes de transition. Les changements du niveau d'eau n'ont pas seulement des conséquences importantes pour la morphologie, la disposition des feuilles et la disposition des fleurs, mais aussi pour la biologie florale.

Notons, que hormis ces modifications, diverses populations locales de certaines espèces montrent des différences génétiques, relatives notamment à la disposition des fleurs et aux caractères morphologiques. C'est surtout le cas chez des espèces à géitonogamie obligatoire.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

I. **C. cribrosa** Schotsm.

Les fleurs se trouvent sur la forme aquatique à rosettes flottantes et sur la forme terrestre.

1. Forme aquatique à rosettes flottantes

a) *Port*

Rosettes composées de 5-6 paires de feuilles ; celles-ci plus ou moins opposées-décussées, imbriquées, charnues, à limbe elliptique ou rhomboïde, longues jusqu'à 21 mm, larges jusqu'à 12 mm (pour d'autres caractères morphologiques, anatomiques, etc..., voir Schotsman, 1965 ; 1968 ; 1971*a* ; 1977).

b) *Fleurs*

Fleurs solitaires ou, plus rarement, une fleur femelle et une fleur mâle ensemble à une aisselle de feuille.

Disposition la plus fréquente : une fleur solitaire à chaque aisselle ; dans ce cas, on voit généralement une fleur mâle à une aisselle et une fleur femelle à l'aisselle opposée (Pl. 2, *A*, feuilles 4a, 4b). Si une aisselle porte deux fleurs, le plus souvent une mâle et une femelle (Pl. 2, *A*, feuille 2b), l'aisselle opposée possède toujours une fleur solitaire (Pl. 2, *A*, feuille 2a : fleur femelle). Une telle paire de feuilles à trois fleurs alterne souvent avec 2-4 paires à fleurs solitaires. La disposition des fleurs peut être très régulière sur certaines tiges. Toutefois, d'autres dispositions sont aussi possibles. Ainsi avons-nous remarqué de courtes tiges latérales dont au moins 6 paires consécutives (dans les aisselles des plus jeunes feuilles, les fleurs n'étaient pas encore bien visibles) portaient uniquement des fleurs femelles.

Chez la fleur femelle très jeune, les stigmates, encore courts, sont écartés, formant un angle de 30-40° environ. Les stigmates de la fleur adulte reposent, le plus souvent, par une grande partie de leur longueur, sur une feuille flottante de la rosette ; quelquefois, une partie plus ou moins longue s'étale juste au-dessus de la surface de l'eau entre les feuilles ou se dresse à peu près verticalement au-dessus de la rosette. A l'état jeune, les 2 stigmates

restent parfois très proches l'un de l'autre, couchés parallèlement sur une feuille (Pl. 2, *A*, feuilles 3b et 4a). Ultérieurement, après la pollinisation, ils peuvent s'écarter considérablement (Pl. 2, *A*, fleurs femelles appartenant à la feuille 2a et 2b).

Les étamines émergent en grande partie et se dressent au-dessus de la rosette ; elles s'allongent après la déhiscence et se recourbent horizontalement ou retombent.

L'anthère est volumineuse, large de 1-1,2 mm ; elle contient 7000-8000 grains de pollen. Après son ouverture, les bords des deux valves se tournent rapidement vers le dehors et la columelle, plus ou moins en forme de massue, devient visible. Les cellules de la columelle sont difficiles à distinguer : la columelle porte sur ses parties latérales un « tissu » de bourrelets. Ces bourrelets, plus ou moins parallèles, perpendiculaires à l'axe de l'étamine, se composent de restes cellulaires (Pl. 1, *C*). Chaque valve de l'anthère est soudée à la columelle par sa partie médiane sur 2/3 de sa hauteur environ (Pl. 1, *C*).

Les épaississements de l'endothécium sont très développés. Sur la face de la valve, ces épaississements, courbés vers le côté interne de l'anthère, forment des arcs simples ou fourchus (Pl. 1, *E*). Plus près de la fente, on voit aussi des épaississements en étoile ; au bord de la valve, des épaississements forment souvent un réticule.

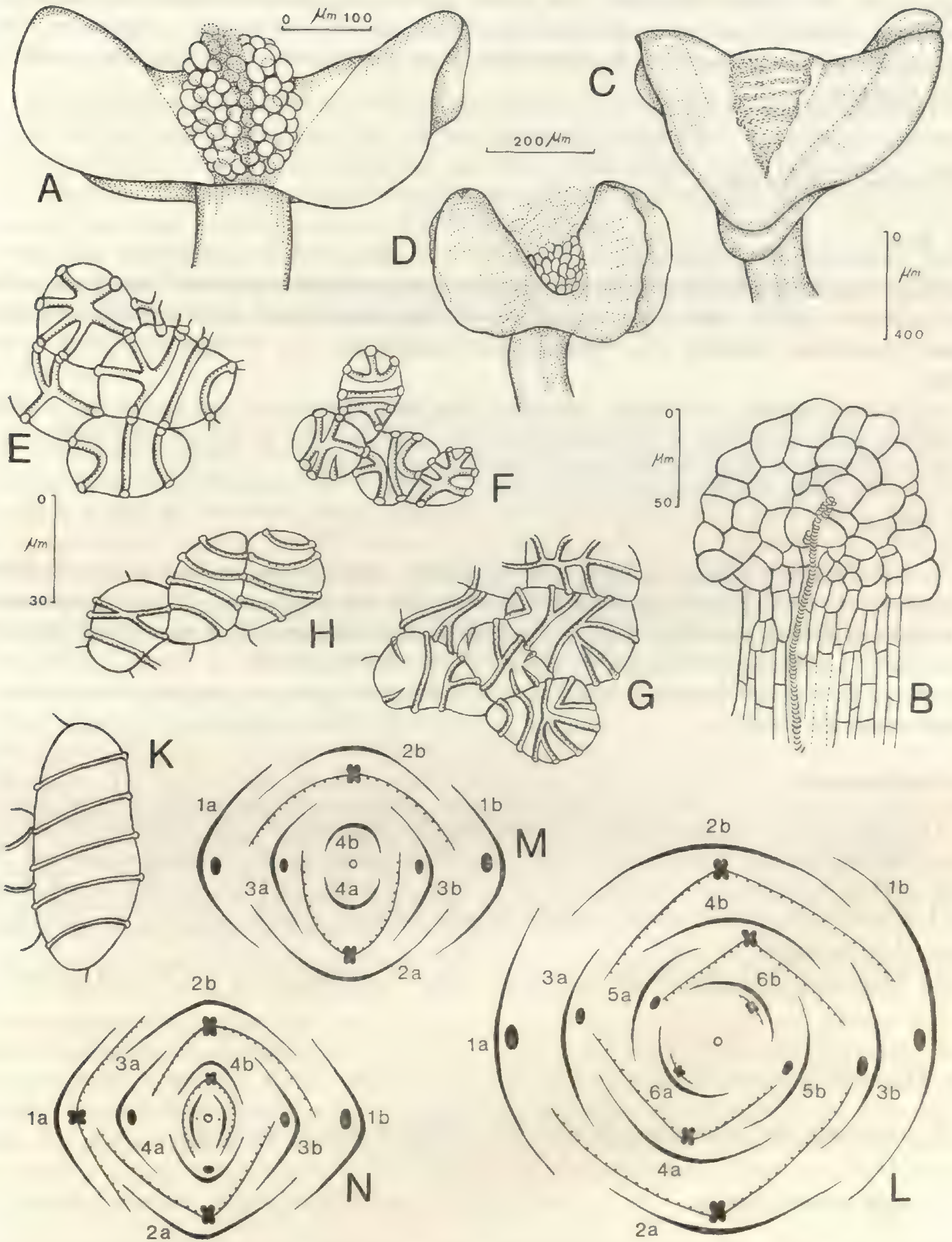
Le pollen, de couleur jaune, à exine sculptée, est pulvérulent ; les grains peuvent flotter sur l'eau et ne se mouillent pas au contact de l'eau. Quelques grains flottants germent au cours du premier jour, formant de courts tubes polliniques. Ils restent flottants et apparemment en bon état pendant 2-3 jours, mais ils ont perdu probablement le pouvoir germinatif après huit heures environ.

c) *Pollinisation*

Au moment de la déhiscence, l'anthère se trouve quelques mm au-dessus de la rosette. Après l'ouverture, les grains tombent, saupoudrant une partie des feuilles, certains stigmates et l'eau entre les feuilles. L'anthère se vide complètement.

En général, la pollinisation s'effectue par ces grains tombés sur les stigmates. Dans ce cas, le transport du pollen et la pollinisation se réalisent donc dans l'air.

Pl. 1. — Anthères ouvertes ; valves et columelle : **Callitriche regis-jubæ** : **A**, anthère vidée et valves repliées vers l'extérieur pour montrer la columelle composée de grosses cellules bombées, à parois transparentes ; un étroit et mince lambeau de restes cellulaires est visible ; **B**, columelle et partie supérieure du filet représentées au niveau du faisceau qui se termine à peu près au centre de la columelle. **C. cribrosa** : **C**, les valves se replient vers l'extérieur tout de suite après la déhiscence et l'anthère se vide ; columelle couverte de restes cellulaires. **C. brutia** : **D**, anthère vidée et valves repliées pour montrer la columelle à grosses cellules ; celle-ci se prolonge dans une mince cloison médiane qui se déchire au moment de la déhiscence. — Endothécium ; cellules à épaississements : **E, C. cribrosa** ; **F, C. lenisulca** ; **G, C. regis-jubæ** ; **H, C. lusitanica** ; **K, C. brutia**, bandes réduites, minces, rarement ramifiées, faisant parfois défaut. — Schémas représentant la disposition des fleurs mâles et femelles ainsi que la position des stigmates par rapport aux anthères : **L, C. lenisulca** : forme à rosettes flottantes, montrant l'alternance régulière des paires de feuilles à fleurs mâles (1, 3, 5) et des paires à fleurs femelles (2, 4, 6) ; noter aussi la position régulière des stigmates : chez chaque fleur femelle (par exemple 2a), l'un des stigmates est pollinisé par une fleur mâle plus âgée (1a), l'autre par une fleur mâle plus jeune (3b), etc... ; **M, N, C. lusitanica** : la disposition des fleurs ressemble parfois à celle de *C. lenisulca*, mais la régularité est beaucoup moins marquée ; la pollinisation d'une fleur femelle peut s'effectuer notamment : par deux fleurs mâles d'âge différent, comme chez *C. lenisulca* (N : fleur femelle 2b fécondée par les fleurs mâles 1b et 3a) ; par deux fleurs mâles du même âge (M : fleur femelle 2b fécondée par les fleurs mâles 1a et 1b) ; par une seule fleur mâle (N : les deux stigmates de la fleur 4b reçoivent le pollen de la fleur mâle 4a), etc...


0 μm 100
A
C
200 μm
D
0
μm
400
E
F
0
μm
50
0
μm
30
H
G
B
K
2b
1a
1b
M
4b
3a
4a
3b
2a
2b
1b
4b
3a
5a
6b
1a
6a
5b
3b
4a
2a
L
2b
3a
4b
1a
1b
4a
3b
2a
N

Les grains flottants peuvent germer à proximité des stigmates et lorsqu'ils touchent les stigmates des fleurs flottantes. Les tubes polliniques pénètrent entre les papilles (*in vitro*). Il est probable que l'ep-hydrophilie se réalise aussi dans la nature, notamment lorsque les grains de pollen germent sur le mince film d'eau qui couvre et entoure souvent les stigmates couchés.

2. Forme terrestre

a) *Port*

Pour la première fois nous avons trouvé des accommodats terrestres. Lors de nos recherches au Maroc (1970), nous n'avions pas vu de tels exemplaires et les tentatives de transformer, dans nos cultures, des accommodats aquatiques en formes terrestres avaient échoué.

A Cortijo Cañuelo, ces formes possèdent des tiges épaisses et rampantes qui émettent de courtes tiges verticales, constituant ainsi des coussins bas et denses, à rosettes petites et très rapprochées ; leurs feuilles sont charnues et luisantes.

b) *Fleurs*

Les feuilles des paires consécutives s'écartent souvent légèrement l'une de l'autre. Probablement, cette disposition influence la direction des stigmates : on voit fréquemment des stigmates dressés-écartés ; ils peuvent atteindre une longueur de 5 mm (Pl. 2, *B*, feuilles 2a, 4b, 5a). Le nombre de stigmates couchés est plutôt réduit.

Étamines d'abord dressées ; après la déhiscence, allongées, à peu près horizontales ou retombantes (Pl. 2, *B*).

c) *Pollinisation*

Les étamines, au moment de la déhiscence, se dressent le plus souvent 2-3 mm au-dessus des feuilles supérieures de la tige ; le pollen tombe sur les stigmates dressés. Nous avons parfois constaté que l'anthère s'ouvre quand le filet est encore très court. Si une fleur femelle se trouve à la même aisselle, le pollen tombe directement sur les parties inférieures des stigmates.

Le transport du pollen s'effectue dans l'air ; la pollinisation est donc aérienne.

3. Rendement

Pourcentage de méricarpes développés : 69,5 (forme à rosettes).

II. **C. regis-jubæ** Schotsm.

Espèce amphibie. Les fleurs se développent sur la forme à rosettes flottantes et sur la forme terrestre.

1. Forme aquatique à rosettes

a) *Port*

Ces accommodats peuvent avoir des tiges dressées, atteignant ainsi la surface de l'eau ; ils forment des rosettes flottantes ou un peu émergées. Cependant, les parties supérieures des tiges s'étalent souvent sur la surface de l'eau ; leurs fruits, assez longuement pédonculés (longueur 3-5,5 mm), pendent verticalement dans l'eau et leurs rosettes, à peu près flottantes, ont une position souvent légèrement oblique.

Rosettes composées de 3-4 paires de feuilles, à limbe largement elliptique. Jeunes feuilles, au centre de la rosette, dressées ; celles de la paire suivante, plus âgées, à limbe oblique. Feuilles adultes longues jusqu'à 7 mm, larges de 3 mm.

b) *Fleurs*

La majorité des paires de feuilles porte une fleur femelle et une fleur mâle à une aisselle ; à l'aisselle opposée se trouve une fleur femelle. L'ovaire de cette dernière montre, au moment de la déhiscence de l'anthère, souvent une plus grande taille que l'ovaire de la fleur à côté de l'étamine et ses stigmates sont déjà plus développés. Chez des exemplaires appauvris, la fleur femelle située à la même aisselle que l'étamine est supprimée. Les stigmates possèdent, à peu près sur toute leur longueur, des papilles volumineuses et bombées.

L'anthère, large de 0,3 mm environ, contient env. 500 grains de pollen. Elle s'ouvre, en général, au-dessus de la surface de l'eau. La columelle, à peu près sphérique, se compose de cellules volumineuses, souvent bombées, à membrane mince (Pl. 1, *A*, *B*), pourvues de chloroplastes. Les soudures entre la columelle et les deux valves montrent une longueur plus réduite que chez *C. cribrosa*. L'endothécium possède des bandes lignifiées normalement développées (Pl. 1, *G*) ; ses cellules contiennent des chloroplastes. Les bandes lignifiées, en forme d'arc, sont simples ou fourchues ; parfois elles ont la forme d'une « épine ». Près de la fente de déhiscence, elles constituent souvent une demi-étoile ou une étoile.

Après l'ouverture, nous avons parfois constaté un écartement rapide des valves, suivi par un rapprochement. L'anthère reste entr'ouverte pendant un certain temps ; les valves se plient souvent ultérieurement vers le dehors.

Les grains de pollen, cohérents, blanchâtres, possèdent une exine sculptée. Après l'ouverture de l'anthère, la masse de pollen semble se gonfler et les grains sont en mouvement. Si l'on saupoudre les grains sur l'eau, ils flottent et ne se mouillent pas. Au contact de l'eau, même en présence de quelques fleurs femelles, aucune germination n'a été constatée (observations pendant 3 jours). Si la rosette est submergée après la déhiscence, une bulle d'air s'installe souvent dans l'anthère. Il est très difficile de faire sortir cette bulle, entourée de grains de pollen. Cependant, en 1981, nous avons constaté dans nos cultures que, pendant des périodes de pluie, les rosettes étaient fréquemment immergées. Dans ce cas, le contenu de l'anthère ouverte était mouillé, sans bulles d'air.

c) *Pollinisation*

α) Fleurs émergées

Fleurs mâles et femelles appartenant à la même paire de feuilles :

— Pollinisation d'une fleur femelle située à la même aisselle que l'étamine (Pl. 3, *C*) : L'étamine est dressée et son anthère ouverte. Le stigmate de droite de la fleur femelle s'est orienté vers l'anthère ; son sommet, touchant l'anthère, se couvre de pollen. De petits groupes de pollen tombés adhèrent à l'autre stigmate qui se trouve dans le plan horizontal, partiellement couvert par une feuille.

— Pollinisation d'une fleur femelle qui se trouve à l'aisselle opposée de celle où s'est développée l'étamine (Pl. 3, *D*) : Les stigmates de cette fleur « embrassent » la tige ; le sommet de son stigmate de droite est en contact avec le pollen et le deuxième stigmate se trouve dans le plan horizontal. La fleur située à côté de l'étamine est encore très jeune.

— Pollinisation des deux fleurs femelles d'une même paire de feuilles : Un stigmate de chaque fleur s'est orienté vers l'anthère et la touche au moment de l'ouverture (Pl. 3, *E*).

Fleurs mâles et femelles appartenant à 2 paires de feuilles différentes :

— Une fleur femelle reçoit le pollen d'une fleur mâle plus âgée, appartenant à la paire de feuilles qui précède celle de la fleur femelle (Pl. 3, *F*). Au début des observations, l'étamine (aisselle de la feuille numérotée 1a), à filet très court, se trouve sur la feuille 1a. L'anthère, touchant aussi cette feuille, s'ouvre et le pollen blanchâtre et cohérent devient visible. Le filet commence alors à s'allonger ; l'étamine se lève lentement et se dresse, en se dirigeant vers la feuille 3a. Les deux valves de l'anthère divergent de plus en plus ; c'est comme si la masse de pollen se gonflait. Les grains changent de position ; quelques-uns tombent, mais la majorité reste entre les valves. Après 3 heures, l'anthère, diminuée en volume, touche la feuille 3a. Entre temps, le stigmate de droite d'une fleur femelle située à l'aisselle de la feuille 2a, donc plus jeune que l'étamine, s'est allongé à peu près dans le plan horizontal et entre en contact avec l'anthère.

— La fleur femelle reçoit du pollen d'une fleur mâle plus jeune, appartenant à la paire de feuilles qui suit celle de la fleur femelle (Pl. 3, *G* ; aucun stigmate n'a touché l'étamine 1a).

β) Fleurs immergées temporairement

Chez ces exemplaires appauvris, présents dans nos cultures en 1981, les stigmates des fleurs femelles « embrassent » la tige. A l'aisselle opposée se trouve l'étamine qui s'oriente vers l'un des stigmates ; l'anthère touche, en général, la base du stigmate.

Parfois, l'étamine ne se courbe pas suffisamment et n'atteint donc pas le stigmate de la fleur femelle opposée. D'autre part, le contact peut s'établir entre une étamine légèrement courbée et la partie supérieure ascendante d'un stigmate.

Nous ignorons si les anthères peuvent s'ouvrir sous la surface de l'eau.

Nous avons pu constater que le pollen, restant dans l'anthère, germe dans l'eau et que les tubes polliniques pénètrent dans le stigmate. Ces tubes peuvent avoir une longueur de 200 µm environ, avant qu'ils ne touchent le stigmate.

Le développement d'une dizaine de fruits à 2-4 méricarpes prouve que la pollinisation et la fécondation sont possibles chez les fleurs immergées. *C. regis-jubæ* peut donc être occasionnellement hyp-hydrogame.

2. Forme terrestre

a) *Port*

Les accommodats terrestres peuvent former des gazons sur un sol humide. Dans des habitats très ensoleillés, les individus sont souvent de petite taille. En revanche, à l'ombre, les plantes produisent des tiges allongées, enracinées aux nœuds ; tiges et feuilles s'étalent sur le substratum et les fruits, pédonculés, mûrissent dans le sol. Entre des Graminées et aussi dans les cultures, les tiges sont souvent dressées.

b) *Fleurs*

Chez des plantes étalées sur sol humide, on trouve 3 fleurs par paire de feuilles : une fleur femelle solitaire à une aisselle, une étamine et une fleur femelle ensemble à l'aisselle opposée. En général, les stigmates de chaque fleur femelle se courbent en arrière et embrassent la tige.

Le dessèchement progressif du sol freine le développement de jeunes feuilles aux extrémités des tiges. En revanche, des bourgeons commencent à apparaître aux aisselles des feuilles dans lesquelles se trouvent des fruits. Ces bourgeons forment de très courtes tiges dressées à 2 ou 3 paires de petites feuilles, dont les aisselles portent des fleurs solitaires : une fleur mâle à l'une des aisselles et, à l'aisselle opposée, une fleur femelle.

Sur des tiges dressées parmi d'autres plantes ou dans des cultures, on trouve également des fleurs solitaires.

c) *Pollinisation*

— Paires de feuilles à 2 fleurs femelles : L'étamine se courbe de telle façon que l'anthère, au moment de son ouverture, touche à l'un des deux endroits où 2 stigmates se croisent (l'un appartenant à la fleur femelle de la même aisselle, l'autre à la fleur femelle opposée ; Pl. 3, *A*). Une dizaine de minutes après la déhiscence, plusieurs grains de pollen adhèrent déjà aux deux stigmates croisés.

— Paires de feuilles à 1 fleur femelle : Les stigmates sont encore assez courts ; l'étamine s'est déjà courbée vers l'un d'eux (Pl. 3, *B*).

— Sur la plupart des tiges dressées, la pollinisation ne se réalise pas (déhiscence insuffisante ; pas de contact entre anthère et stigmate).

3. Rendement

Pourcentage de méricarpes bien développés : 91,4 (forme terrestre).

III. **C. brutia** Pet.

Espèce amphibie. Les fleurs se développent sur la forme submergée, la forme à rosettes flottantes et sur la forme terrestre.

1. Port (des trois formes)

Voir nos publications de 1961*a*, 1976 et 1977.

2. Fleurs (des trois formes)

Voir nos publications de 1961*a*, 1976 et 1977. Nous ajoutons ici quelques observations complémentaires. La columelle, à grosses cellules, se prolonge — vers le sommet de l'anthère — dans une mince couche de cellules qui se déchire au moment de la déhiscence mais reste encore visible après cette ouverture (Pl. 1, *D*). Les valves de l'anthère, après la déhiscence, s'écartent plus ou moins mais ne se replient pas vers l'extérieur.

Des cellules volumineuses constituent l'endothécium de l'anthère ; leurs épaississements sont minces et arqués (Pl. 1, *K*). Dans plusieurs anthères, on trouve un nombre plus ou moins élevé de cellules sans épaississements.

3. Pollinisation (sur les trois formes)

Le matériel vivant sur lequel, pour la première fois, nous avons trouvé le mode de pollinisation, provenait du Portugal. Ultérieurement, nos observations effectuées sur des formes aquatiques et terrestres en Sologne (France) et à Majorque (Iles Baléares, Espagne), confirmaient nos premières conclusions : une paire de feuilles porte, en général, à l'une des deux aisselles une fleur mâle, à l'aisselle opposée une fleur femelle. Les stigmates filiformes de cette dernière fleur se courbent en arrière, vers le bas ; leurs sommets se trouvent, par conséquent, un peu en dessous de l'aisselle où a pris naissance l'étamine. Celle-ci, petite, se courbe vers l'un des deux stigmates, de sorte que l'anthère le touche au moment de la déhiscence. Les grains de pollen, incolores, à paroi mince, germent peu de temps après en grande partie dans l'anthère. Les tubes polliniques, formant une « brosse » en sortant de l'anthère, pénètrent facilement dans le stigmate.

Cependant, il y a des populations dont les individus montrent un certain nombre d'étamines dressées. Nous avons constaté ce fait notamment sur des exemplaires récoltés en Iran par K. H. Rechinger (Schotsman, 1976). Un phénomène analogue se produit chez plusieurs populations de *C. brutia* étudiées par nous en Espagne (SE). Chez ces plantes, plusieurs stigmates, tout en se courbant en arrière, restent à peu près dans le plan horizontal ; dans ce cas, l'un des deux stigmates entre en contact avec l'anthère par son sommet ascendant.

Exceptionnellement, on voit une étamine à chaque aisselle d'une paire de feuilles et il se peut que l'une se courbe et que l'autre reste dressée.

4. Rendement

Pourcentage de méricarpes bien développés : 90,0 (forme à rosettes).

IV. **C. lenisulca** Clav.

Fleurit sur la forme submergée et la forme à rosettes flottantes. Il n'y a pas de forme terrestre.

1. Forme submergée

a) *Port*

Toutes les feuilles sont sublinéaires, plus larges à la base qu'à l'apex. Les feuilles au sommet de la tige prennent une position plus ou moins oblique.

b) *Fleurs*

Fleurs solitaires. Il y a, en général, une alternance régulière d'une paire de feuilles à fleurs femelles et d'une paire à fleurs mâles (Pl. 2, *C*) ; cependant, elle est parfois moins stricte que sur la forme à rosettes : une tige peut former, après une paire de feuilles à fleurs femelles, une ou deux paires dont une aisselle possède une fleur mâle et l'aisselle opposée une fleur femelle. Ces paires sont suivies par une paire à fleurs femelles ou, moins fréquemment, par une paire à fleurs mâles.

Les étamines sont dressées. Les anthères possèdent un endothécium orné d'épaississements bien développés (Pl. 1, *F*). Ces épaississements se présentent sous forme d'arcs simples ou fourchus. Après la déhiscence, les anthères ne s'ouvrent pas largement mais restent entr'ouvertes.

c) *Pollinisation*

Si la disposition des fleurs montre une alternance régulière d'une paire de feuilles à fleurs mâles et d'une paire de feuilles à fleurs femelles, il y a 2 possibilités :

— Le stigmate de gauche[1] de chaque fleur femelle se courbe vers le bas et entre ainsi en contact avec l'anthère de la fleur mâle la plus proche, appartenant à la paire de feuilles qui *précède* celles de la fleur femelle (Pl. 2, *C* ; fleurs mâles 1a et 1b). L'autre stigmate se dresse vers la fleur mâle la plus proche, appartenant à la paire de feuilles qui *succèdent* à celle des fleurs femelles (Pl. 2, *C* ; fleurs mâles 3a et 3b). Chaque fleur femelle reçoit donc le pollen de deux fleurs mâles d'âge différent.

— Le stigmate de gauche d'une fleur femelle et le stigmate de droite de la fleur femelle opposée touchent l'anthère d'une étamine qui précède ces fleurs ; les deux autres stigmates atteignent l'anthère de l'étamine opposée. Cette position est rare.

Si une paire de feuilles porte une fleur femelle à une aisselle et une fleur mâle à l'aisselle opposée, l'un des deux stigmates touche l'anthère de cette fleur mâle (Pl. 2, *D* ; fleur femelle 1a et fleur mâle 1b). Dans la paire de feuilles suivante le stigmate de droite d'une fleur

1. Nous avons très rarement vu l'inverse.

femelle (2a) et celui de gauche de la fleur femelle opposée (2b) se sont courbés vers la même anthère. Dans ce cas, il y a donc trois fleurs fécondées par le pollen d'une seule anthère.

Après la déhiscence, le pollen germe rapidement dans l'anthère entr'ouverte et les tubes polliniques forment une « brosse » sortant de l'ouverture ; plusieurs atteignent le stigmate (Pl. 2, *E*).

Nous avons pu constater à plusieurs reprises qu'un stigmate est attaché à une anthère par un « tissu » de tubes polliniques (Pl. 2, *F*). Le nombre de tubes pénétrant ainsi dans un stigmate s'élève au moins à une trentaine. Des « flocons » de pollen avec leurs tubes polliniques enchevêtrés se détachent parfois de l'anthère.

La forme submergée est hyp-hydrogame et la pollinisation se réalise par contact entre anthère et stigmate.

2. Forme aquatique à rosettes flottantes

a) *Port*

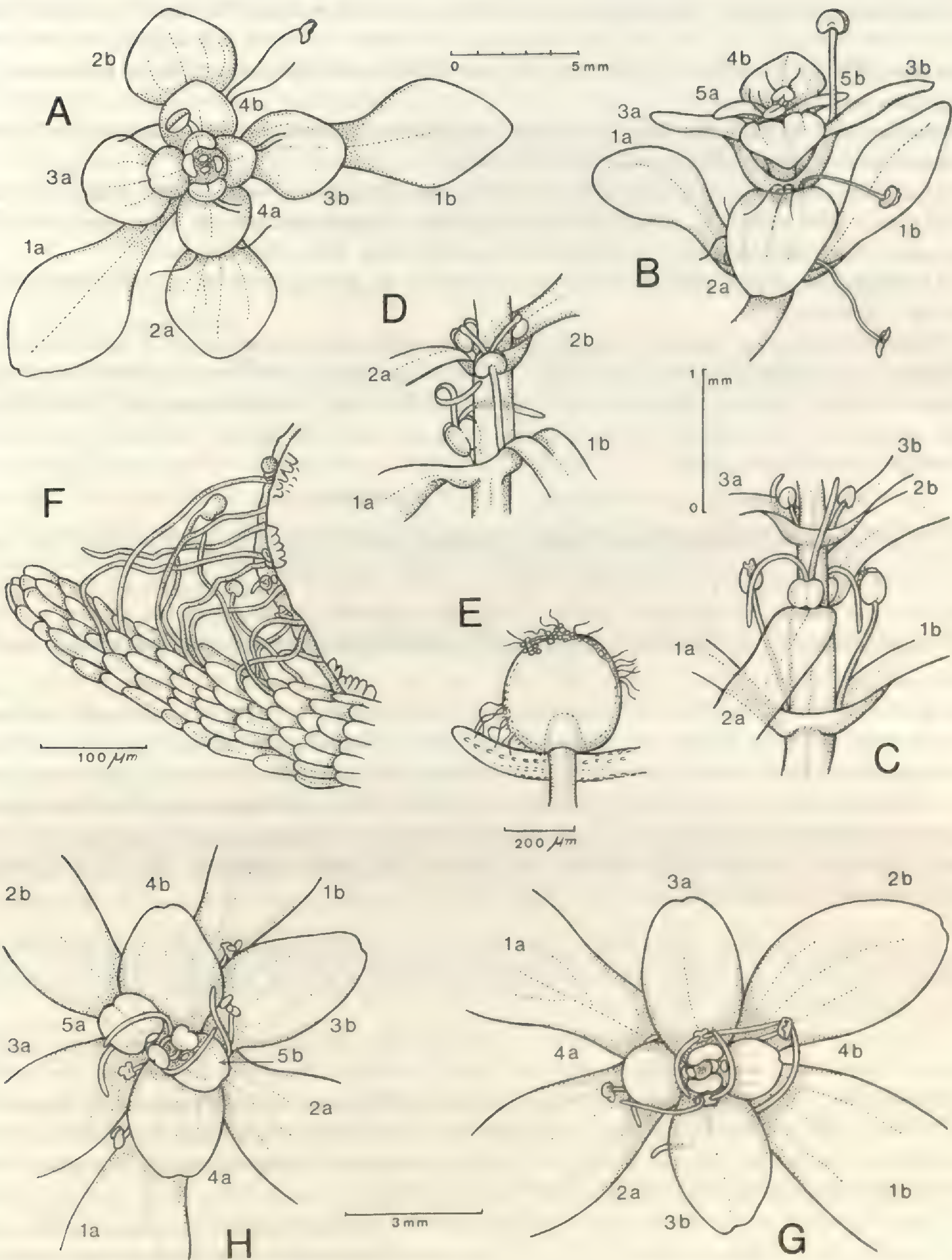
La rosette flottante mesure jusqu'à 2 cm de diam. et se compose de 7-8 paires de feuilles spatulées (pour d'autres détails, voir : Schotsman & Andreas, 1974).

b) *Fleurs*

Les fleurs, toujours solitaires, se développent dans la rosette. On trouve, en général, une alternance très régulière d'une paire de feuilles à fleurs femelles et d'une paire à fleurs mâles (Pl. 1, *L* ; voir aussi Schotsman & Andreas, *l.c.*).

Pl. 2. — **Callitriche cribrosa**, pollinisation aérienne, sans contact entre anthère et stigmate : **A**, rosette flottante ; l'étamine à l'aisselle de la feuille 4b est dressée, sa partie supérieure émerge ; au moment de la déhiscence, les grains de pollen tombent ; étamine 2b allongée et recourbée après la déhiscence ; jeunes stigmates parallèles, couchés sur les feuilles 3b et 4a ; stigmates après la pollinisation allongés, écartés (fleurs 2a, 2b) ; **B**, forme terrestre ; étamine dressée à la déhiscence (3b) ; étamines après la déhiscence allongées, recourbées ou retombantes (1b, 2a) ; jeunes stigmates écartés-dressés (fleurs 4b, 5a). — **C. lenisulca**, différents modes de pollinisation : hyp-hydrophile par contact entre stigmate et anthère (C-G) ; aérienne par contact (H). Formes submergées : **C**, alternance régulière de paires de feuilles à fleurs mâles (numérotées 1 et 3) et à fleurs femelles (une paire, numérotée 2) ; le stigmate de gauche de chaque fleur femelle reçoit le pollen d'une étamine appartenant à la paire de feuilles 1, précédant celle de la fleur femelle (2) ; les stigmates de droite recevront le pollen des étamines de la paire de feuilles 3 ; **D,** disposition de fleurs moins fréquente : à l'aisselle opposée d'une fleur mâle (1b) se trouve une fleur femelle (1a) ; un stigmate de cette fleur entre en contact avec l'anthère ; un stigmate de la fleur 2a et l'un de la fleur 2b touchent aussi le pollen dans cette anthère ; **E**, sommet de stigmate appliqué contre une anthère entr'ouverte ; germination du pollen dans l'anthère, après la déhiscence ; « brosse » des tubes polliniques qui sortent de l'anthère ; **F**, détail, pénétration des tubes polliniques entre les papilles du stigmate. Rosettes flottantes : **G**, étamines et stigmates étalés dans le film d'eau couvrant la partie centrale de la rosette ; anthères des étamines 2a et 2b immédiatement mouillées après la déhiscence à la surface de l'eau ; le stigmate de droite de la fleur 1a et le stigmate de gauche de la fleur 3b ont touché l'anthère 2a, dont ils ont reçu le pollen ; un stigmate de la fleur 1b et l'un de la fleur 3a s'appliquent à l'anthère 2b. Les stigmates de droite des fleurs 3a et 3b entourent le centre de la rosette et se trouvent à l'endroit où les anthères 4a et 4b vont apparaître ; **H**, l'étamine 3b est dressée et émergée, la déhiscence a eu lieu dans l'air ; le stigmate de droite de la fleur 2a, aussi émergé, a touché cette anthère et reçu du pollen ; stigmates des autres fleurs couchés sur les feuilles.

Bractéoles non représentées dans les figures.


A
2b
4b
3a
3b
1b
4a
1a
2a
0
5 mm
B
4b
5b
3b
5a
3a
1a
1b
2a
D
2b
2a
1b
1a
1
mm
0
3b
3a
2b
1a
1b
2a
C
F
100 μm
E
200 μm
2b
4b
1b
5a
3b
3a
5b
2a
4a
1a
H
3 mm
3a
2b
1a
4a
4b
2a
1b
3b
G

Au début de leur développement, les fleurs, insérées à l'aisselle des feuilles, se situent sur la nervure principale ; ultérieurement, même en restant à peu près dans le plan du limbe, elles dévient souvent de cet axe en formant avec cette nervure un angle plus ou moins important (Pl. 2, *G* ; fleur femelle appartenant à la feuille 1b ; étamine appartenant à la feuille 2b).

Au moment de la déhiscence, les étamines peuvent atteindre une longueur de 1,5 mm ; ultérieurement, elles s'allongent jusqu'à 2 mm.

L'anthère, de couleur jaune pâle, montre une dimension réduite (au maximum large de 0,3 mm) ; elle contient ± 400 grains de pollen. L'endothécium se compose de cellules contenant des chloroplastes ; les épaississements sont bien développés.

La columelle, à peu près globuleuse, est formée de grosses cellules à paroi mince, pourvues de chloroplastes.

Régulièrement, en général chaque jour, deux anthères appartenant à une même paire de feuilles, atteignent la surface de l'eau. Vers 9 h du matin, ces deux anthères sont encore à peine visibles ; elles se trouvent sous la surface de l'eau, cachées sous les jeunes feuilles de la rosette. Petit à petit, les filets s'allongent et, vers 11 h, les anthères paraissent à la surface, entre les feuilles.

En ce qui concerne leur déhiscence, il y a 3 possibilités :

— L'anthère s'entr'ouvre dans l'eau ; le pollen reste en grande partie entre les valves.

— L'anthère s'ouvre juste au-dessus de la surface, dans l'air, mais elle est tout de suite humectée par l'eau. Les grains de pollen, restant en grande partie entre les valves, se mouillent immédiatement et l'anthère, ainsi que le pollen, deviennent plus ou moins transparents.

— L'anthère et la partie supérieure du filet se trouvent un peu au-dessus de la rosette. Tout de suite après la déhiscence qui s'effectue dans l'air, on observe parfois un écartement et un rapprochement rapide des valves. L'anthère reste entr'ouverte et la masse du pollen est en mouvement. Les grains s'empilent et débordent ; quelques-uns tombent mais la majorité reste très cohérente. Ce n'est qu'après quelques heures que les valves se replient vers le dehors et que plusieurs grains ou groupes de grains tombent (Pl. 2, *H* ; étamine appartenant à la feuille 3b).

Les grains de pollen, blanchâtres, possèdent une membrane peu épaisse mais nettement sculptée. Le pollen, humecté par l'eau immédiatement après la déhiscence (2 premiers cas), germe rapidement dans l'anthère.

Si l'on prélève, 1 à 2 heures après la déhiscence, des grains de pollen d'une anthère ouverte dans l'air et si on les saupoudre sur l'eau, ils flottent. Surtout en présence de quelques fleurs femelles, ils germent, formant des tubes polliniques de longueur assez importante (± 300 µm). En revanche, parmi les grains tombés d'eux-mêmes sur l'eau du centre de la rosette, nous avons trouvé très peu de germinations. Probablement, le pollen « sec » perd-il après quelques heures son pouvoir germinatif.

Les stigmates sont, en général, couchés sur les jeunes feuilles ou dans le film d'eau qui couvre le centre de la rosette (Pl. 2, *G*). Sur cette rosette flottante, les deux fleurs femelles appartenant aux feuilles 3a et 3b, se trouvent près du centre. Dans le plan horizontal, le stigmate de droite de chaque fleur se courbe autour de la paire de feuilles la plus jeune,

empruntant l'espace plus ou moins annulaire qui se trouve entre cette paire et quelques autres feuilles déjà plus développées. Le deuxième stigmate, celui de gauche, restant droit, se couche sur les feuilles.

Des fleurs femelles plus âgées appartiennent aux feuilles 1a et 1b. Le stigmate de droite de la fleur 1a se trouve sur les feuilles 1a et 2a ; son stigmate de gauche passe en dessous des feuilles 3a et 2b. Le stigmate de droite de la fleur 1b est couché sur les feuilles 1b et 2b. Le stigmate de gauche se trouve en dessous de la feuille 3b ; le sommet est visible à gauche de cette feuille. Quelquefois, la partie supérieure du stigmate se dresse et émerge (Pl. 2, *H* ; stigmate de la fleur appartenant à la feuille 2a).

c) *Pollinisation*

Il y a 3 possibilités :

— La pollinisation s'effectue par un contact établi entre un stigmate et une anthère dans le film d'eau qui couvre les feuilles au centre de la rosette (2 premiers cas de la déhiscence).

— La pollinisation de l'un des deux stigmates s'effectue par contact au-dessus de la rosette (3e cas de la déhiscence ; peu fréquent).

— La pollinisation s'effectue par des grains tombés d'une anthère ouverte au-dessus de l'eau ou de petits groupes germés dans l'eau. Parfois, un stigmate ne reçoit pas de pollen. Ces cas sont peu fréquents.

Ces 3 possibilités sont représentées sur la Planche 2, *G*, *H*.

Fig. G : L'anthère de l'étamine 2a, ouverte dans l'eau, est encore proche des deux stigmates par lesquels elle a été touchée : l'un des stigmates de la fleur femelle 3b (stigmate de gauche), l'autre de la fleur femelle plus âgée 1a (stigmate de droite). Quelques heures après la déhiscence, les tubes polliniques ont pénétré dans ces stigmates. De la même façon, un stigmate de la fleur 3a et l'un de la fleur 1b ont reçu le pollen de l'étamine 2b.

Fig. H : L'anthère de l'étamine 3b, ouverte au-dessus de l'eau, montre nettement la columelle. Des groupes de pollen, dont une partie est germée, adhèrent au stigmate émergé de la fleur 2a ; d'autres se trouvent à proximité sur la feuille tandis qu'une petite quantité reste appliquée à l'anthère. Le sommet de ce stigmate est entré en contact avec l'anthère au-dessus de la surface de l'eau. Le stigmate de droite de la fleur 4a n'a pas touché cette anthère ; il a reçu ultérieurement le pollen de l'anthère 5b. Le stigmate de droite de la fleur 2b, visible sur la feuille 3a, n'a pas touché l'anthère 3a et au moment où je l'ai examinée, aucun grain de pollen n'adhérait à ce stigmate.

En cas de contact, le pollen d'une anthère atteint donc deux stigmates ; ils appartiennent à deux fleurs femelles d'âge différent. On peut dire aussi que la pollinisation de chaque fleur femelle se réalise, en général, par deux fleurs mâles : l'un de ses deux stigmates est fécondé par une fleur mâle qui a pris naissance à la paire de feuilles qui précède celle de la fleur femelle ; dans l'autre stigmate pénètrent les tubes polliniques provenant d'une fleur plus jeune, située dans la paire de feuilles qui suit celle de la fleur femelle. Le schéma (Pl. 1, *L*) montre nettement la configuration souvent très régulière de la disposition des stigmates et des anthères.

3. RENDEMENT

Pourcentage de méricarpes développés : 86,5 (forme submergée).

V. **C. lusitanica** Schotsm.

Fleurit sur la forme submergée et sur la forme à rosettes flottantes ou émergées.

1. FORME SUBMERGÉE

a) *Port*

Tiges plus ou moins étalées sur le substratum ou ascendantes. Feuilles sublinéaires, plus larges à la base qu'à l'apex, vert foncé, à peu près transparentes (ressemblant à celles de *C. hermaphroditica*, espèce submergée).

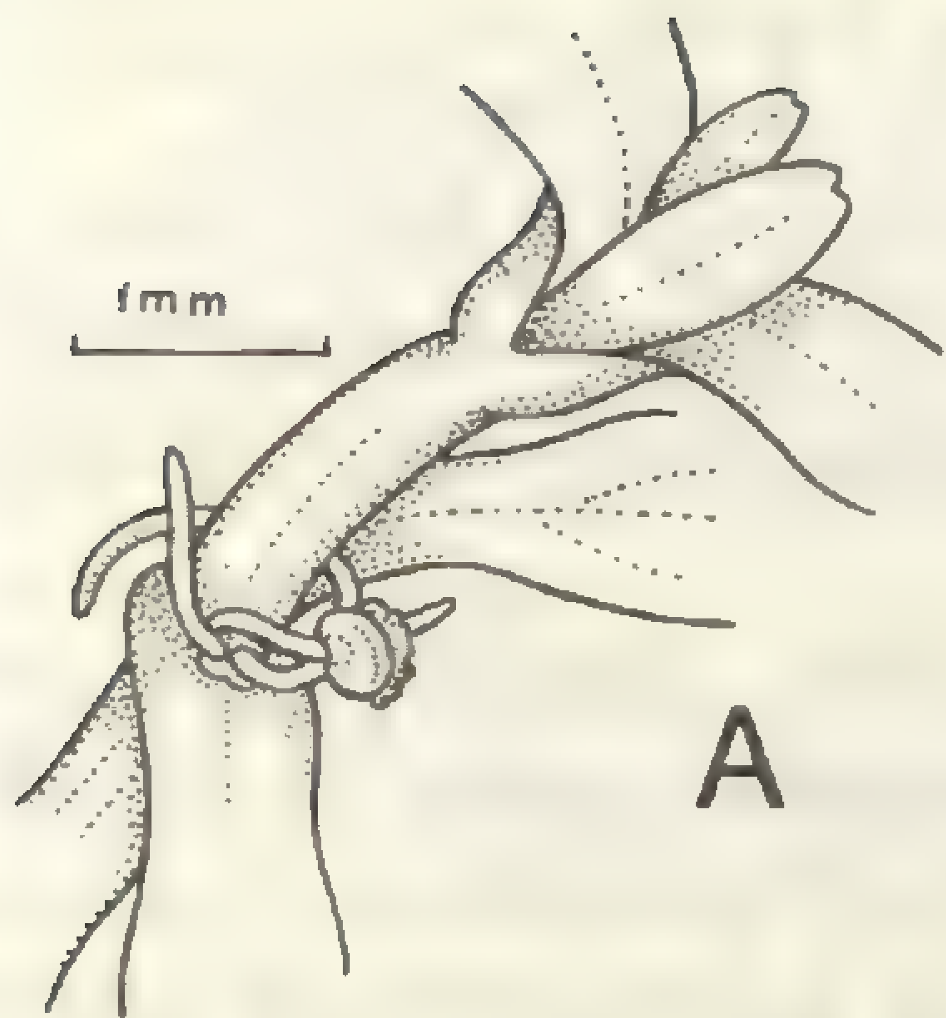
b) *Fleurs*

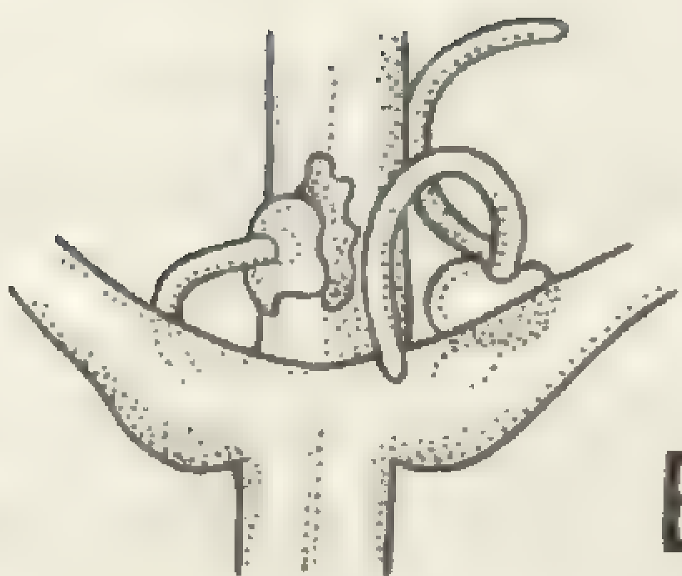
Fleurs solitaires, sans bractéoles. Leur disposition ne montre pas une régularité stricte : des paires de feuilles à fleurs femelles alternent avec des paires de feuilles à fleurs mâles ou avec une ou deux paires de feuilles à une fleur mâle et une fleur femelle. Sur certaines tiges, on trouve 6 à 7 paires de feuilles superposées à fleurs femelles et sur les paires alter-

---

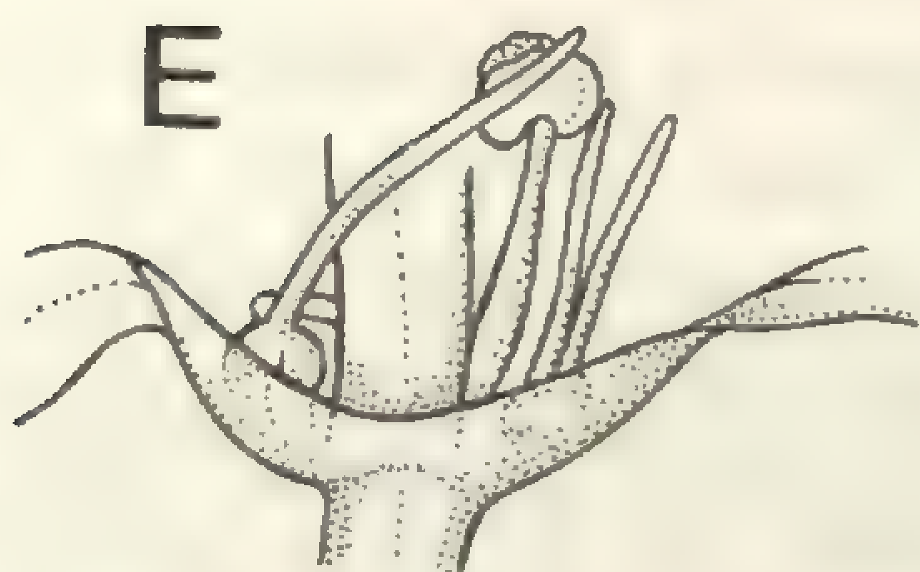
Pl. 3. — **Callitriche regis-jubæ** : pollinisation aérienne par contact entre stigmate et anthère. FORME TERRESTRE : **A**, une étamine et une fleur femelle à l'aisselle d'une feuille, une fleur femelle à l'aisselle opposée ; les deux stigmates de chaque fleur femelle embrassent la tige ; l'étamine se courbe vers l'endroit où deux stigmates (un de chaque fleur femelle) se croisent, de sorte que l'anthère les touche ; **B**, dernières fleurs d'une population en voie de dessèchement ; il ne reste qu'une fleur femelle par paire de feuilles ; l'étamine, à l'aisselle opposée, se courbe vers l'un des stigmates. ROSETTES FLOTTANTES, ÉTAMINES DRESSÉES : **C**, pollinisation d'une fleur femelle se trouvant à côté de l'étamine, à l'aisselle d'une même feuille ; le stigmate de droite est en contact avec la masse cohérente de pollen ; **D**, pollinisation de la fleur femelle opposée à l'étamine ; **E**, pollinisation des deux fleurs femelles, appartenant à la même paire de feuilles que l'étamine ; **F**, pollinisation d'une fleur femelle appartenant à la paire de feuilles 2 succédant à celle de l'étamine (1) ; **G**, pollinisation d'une fleur femelle (1b) appartenant à la paire de feuilles qui précède celle de l'étamine (2) ; aucun stigmate n'a touché l'anthère de la fleur 1a. — **C. lusitanica**, différents modes de pollinisation : hyp-hydrophile par contact (H, K, L) ; aérienne par contact (M : fleur 1b) ; aérienne sans contact (M : fleur 1a) : **H**, forme submergée ; stigmates réfléchis en arrière vers le bas, se croisant au-dessus de l'anthère et appliqués contre elle ; **K**, forme submergée ; stigmate de la fleur 3b réfléchi vers le bas, le stigmate de la fleur 1a prend une position à peu près horizontale ; les deux se croisent et reçoivent du pollen de l'anthère (étamine de la feuille 2a) au moment de son ouverture ; **L**, sommet de tige en partie émergée ; feuilles encore à forme et à structure de l'accommodat submergé ; l'anthère de la fleur 1b s'est ouverte dans l'eau retenue entre les feuilles ; la déhiscence de l'anthère 3a, émergée, s'est effectuée dans l'air ; le stigmate de droite de la fleur femelle 2a, appliqué contre l'anthère 1b, se trouve dans l'eau, le stigmate de gauche, émergé, touche l'anthère 3a ; **M**, rosette à feuilles et fleurs aériennes ; stigmates à peu près horizontalement étalés ; le stigmate de gauche de la fleur 1a a été saupoudré par du pollen tombant de l'étamine 2a ; le stigmate de droite n'a pas reçu de pollen ; le stigmate de droite de la fleur 1b touche l'anthère 2a ; avant la déhiscence, l'étamine s'était légèrement tournée vers ce stigmate.

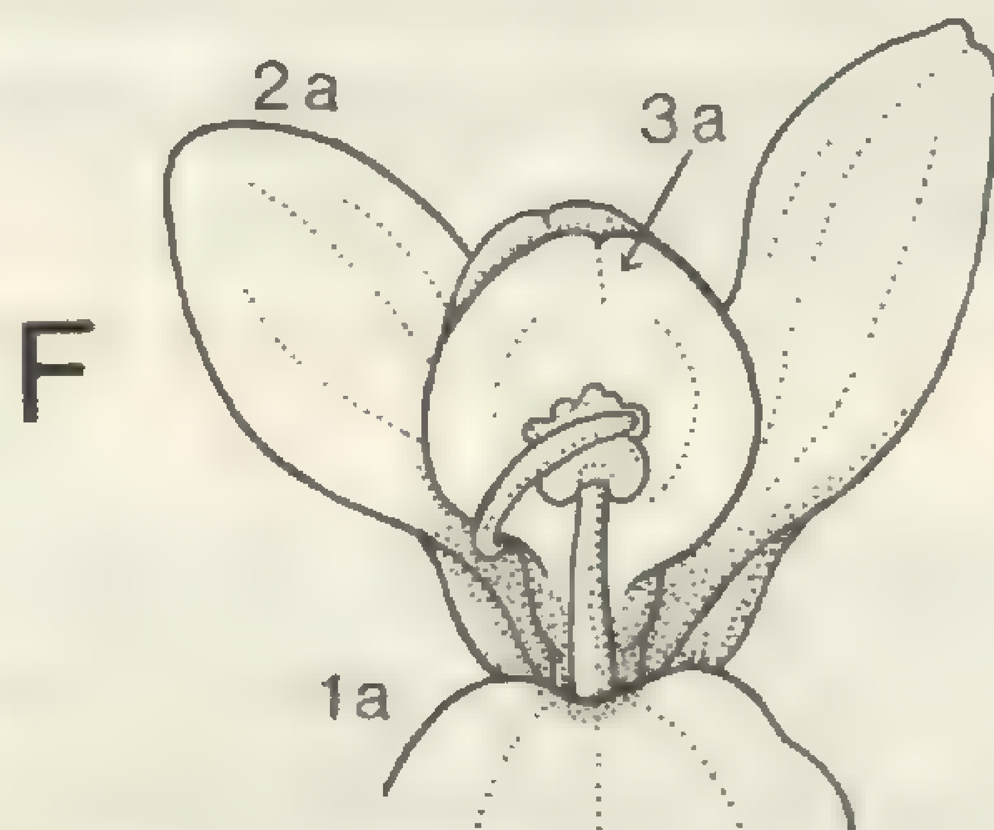
Bractéoles non représentées dans les figures.

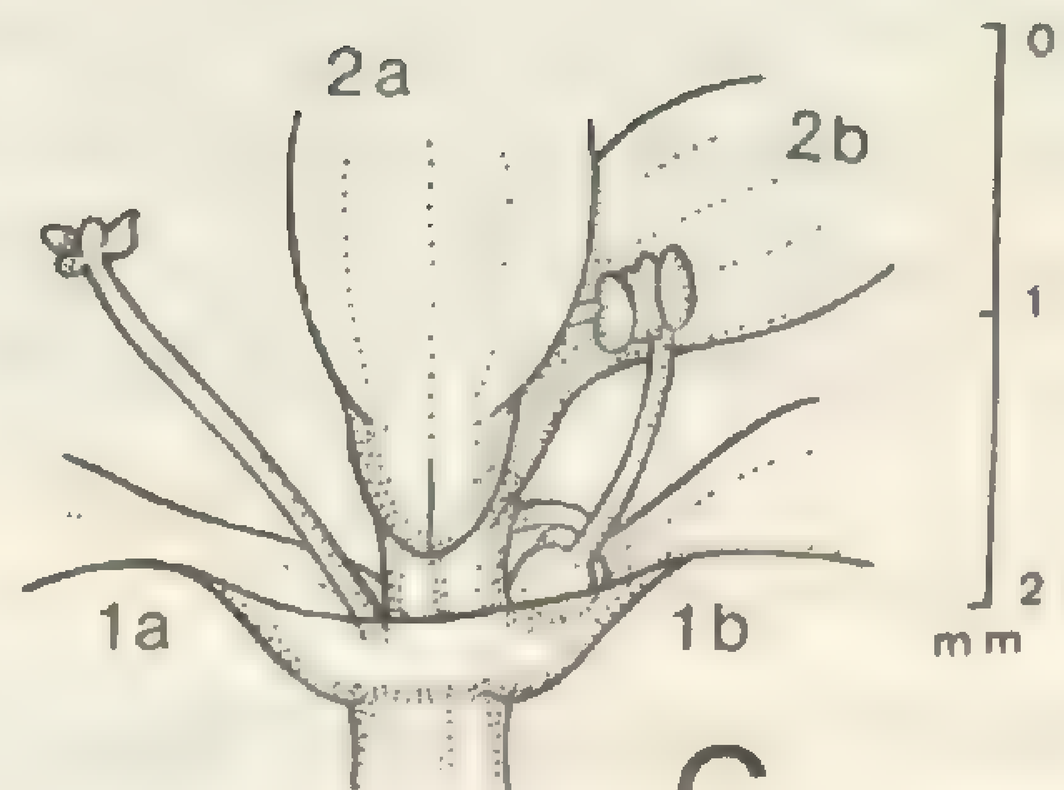

1mm
A

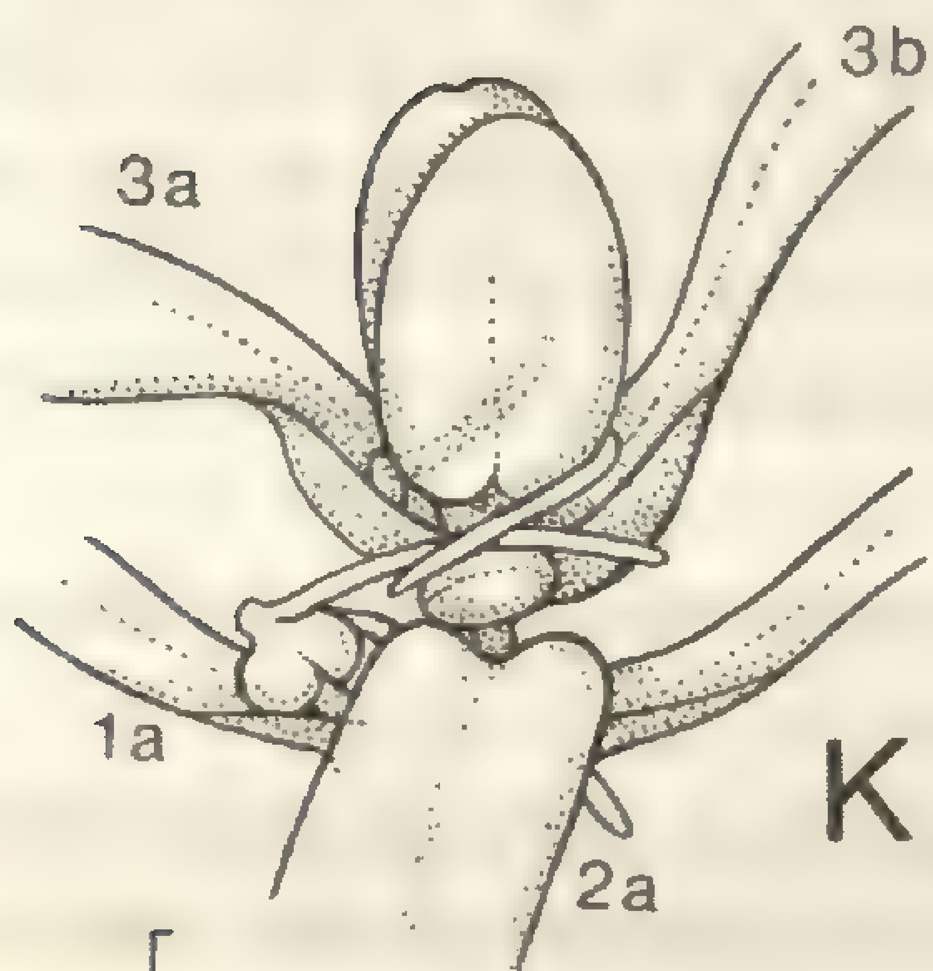

B

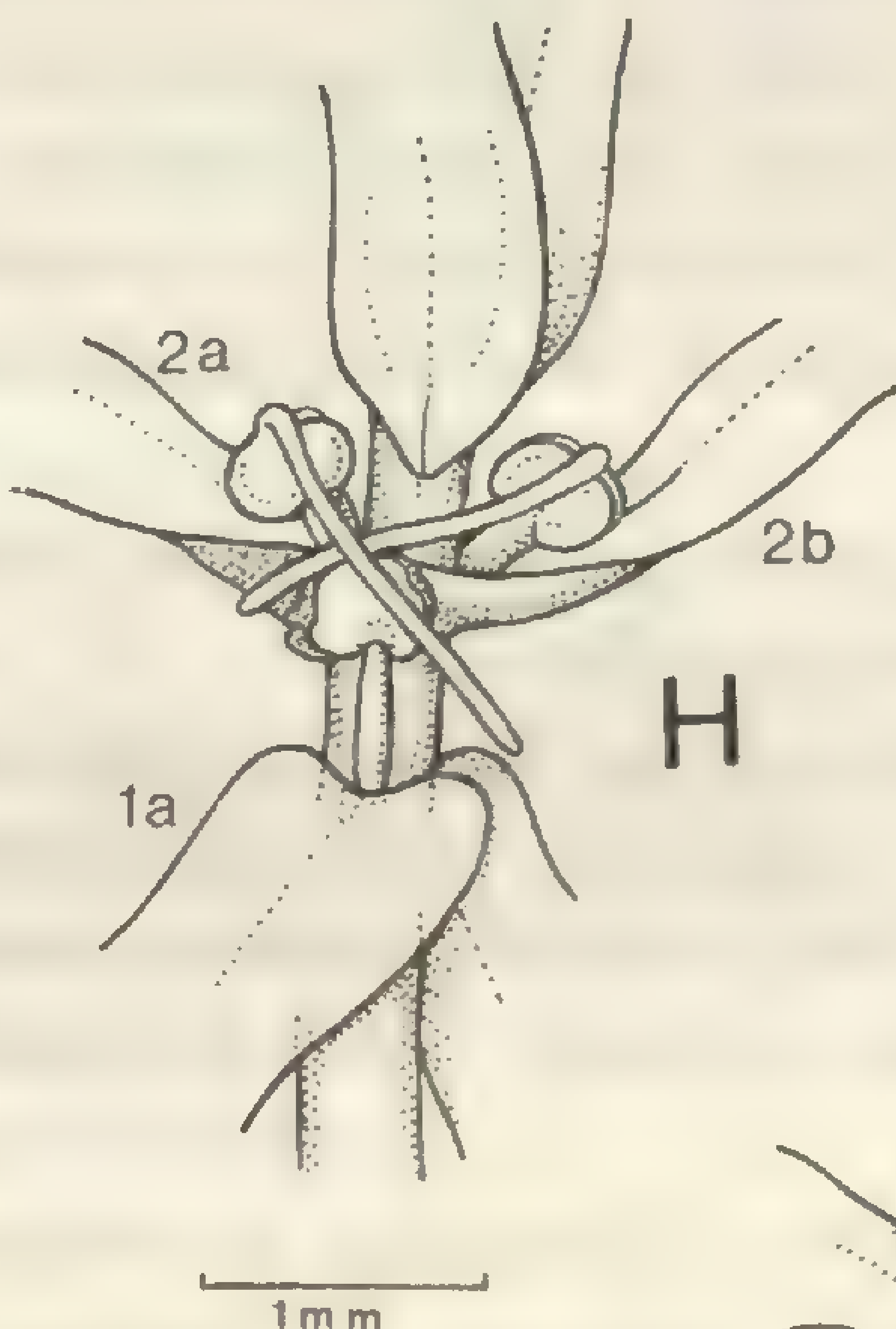

D

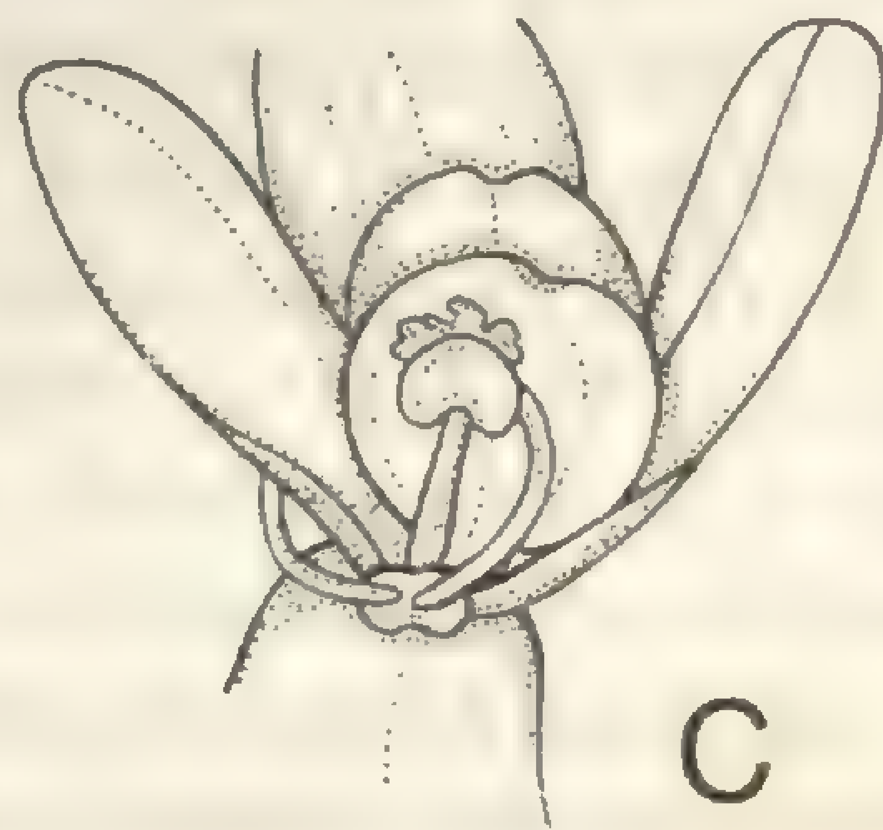

E

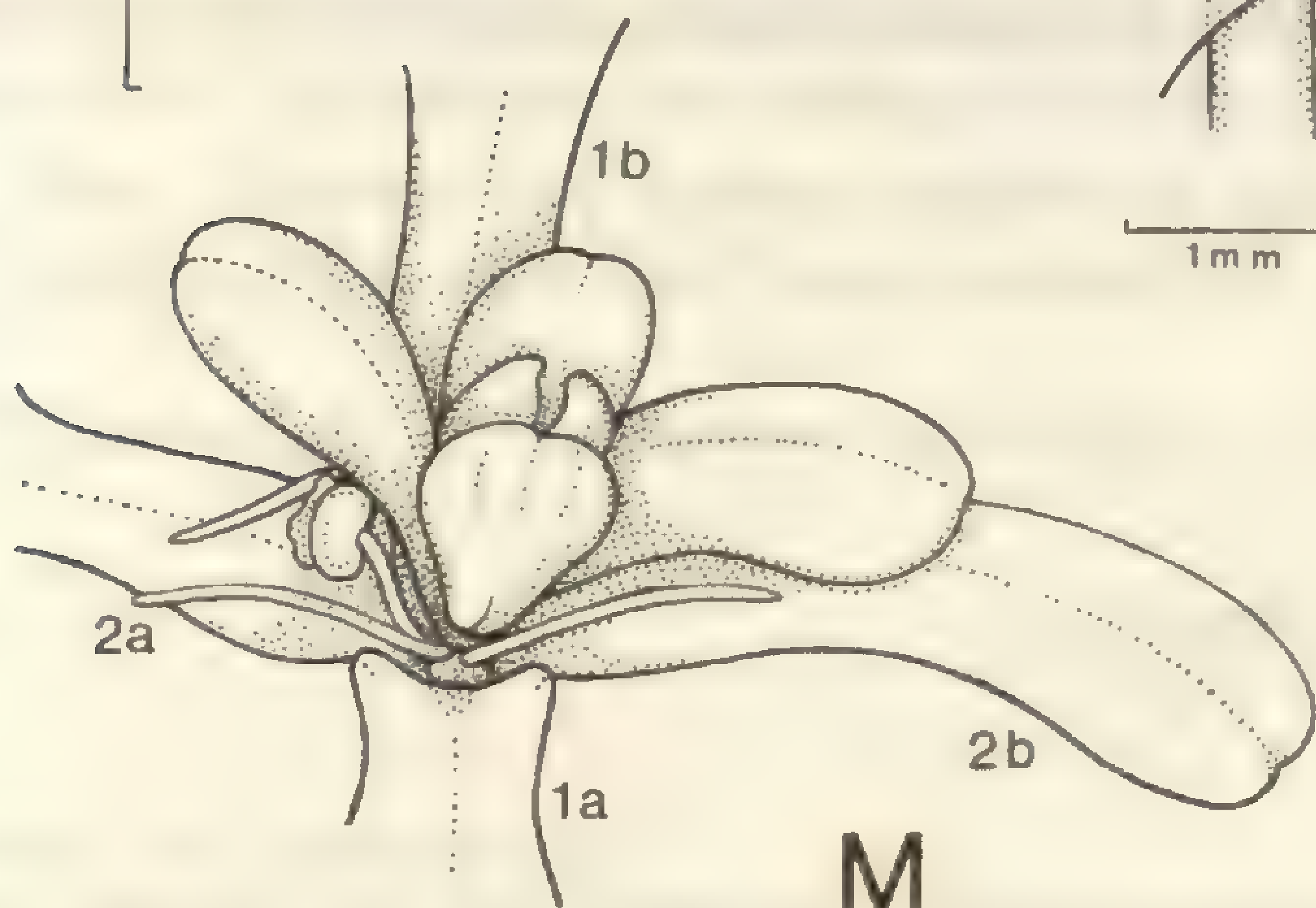

2a
3a
1a
F

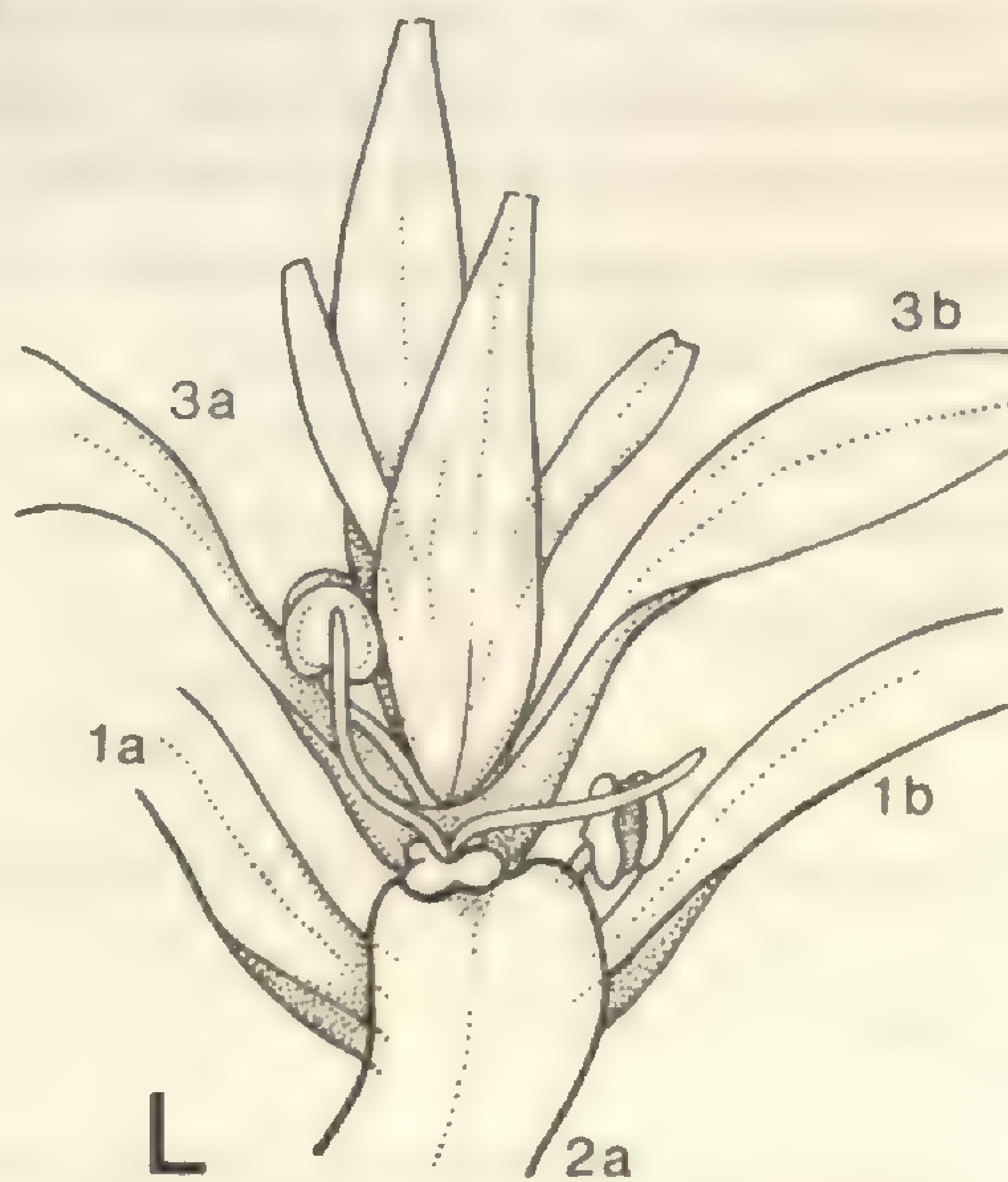

2a
2b
1a
1b
G
0
1
2
mm


3a
3b
1a
2a
K
1mm


2a
2b
1a
H
1mm


C


1b
2a
1a
2b
M


3a
3b
1a
1b
2a
L

nantes 1 ou 2 paires à fleurs femelles, 2 paires à fleurs mâles, 3 paires à 1 fleur mâle et 1 fleur femelle. Les fleurs se développent à l'aisselle des jeunes feuilles assez rapprochées et sont plus ou moins enfermées dans la partie basale concave de ces feuilles.

Étamines dressées, longues de 1-1,5 mm. Anthères larges de 0,4-0,5 mm, jaune pâle. Cellules de l'endothécium contenant des chloroplastes et ornées d'épaississements (Pl. 1, *H*). Columelle à peu près ellipsoïde ou globuleuse, composée de grosses cellules à paroi bombée, mince et transparente.

Après la déhiscence, l'anthère reste entr'ouverte. Le pollen, sphérique, de couleur jaune pâle, est pourvu d'une membrane peu épaisse mais nettement sculptée. Les grains germent en partie dans l'anthère, mais aussi dans l'eau entre les feuilles.

Les stigmates prennent des positions différentes. Réfléchis à leur base, ils « embrassent », en général, la tige ; ils peuvent rester plus ou moins horizontaux, mais peuvent aussi se diriger vers le haut ou vers le bas.

c) *Pollinisation*

Chez la plupart des fleurs femelles, au moins l'un des deux stigmates s'oriente vers une fleur mâle et touche l'anthère. La fleur mâle peut se trouver à l'aisselle opposée de la fleur femelle (Pl. 1, *N* ; feuilles 1a et 1b), à l'aisselle d'une feuille de la paire précédente ou de la paire qui succède à celle de la fleur femelle. Si une paire de feuilles à fleurs mâles alterne avec une paire à fleurs femelles, le stigmate de droite de l'une des deux fleurs femelles et le stigmate de gauche de la fleur femelle opposée se croisent au-dessus d'une anthère (Pl. 3, *H*) ; les deux autres stigmates touchent l'anthère opposée. Un autre cas est représenté à la Pl. 3, *K* : le stigmate de droite de la fleur femelle 1a et le stigmate de gauche de la fleur 3b sont pollinisés par l'anthère de l'étamine 2a. Cette disposition ressemble à celle constatée sur *C. lenisulca*.

Après la déhiscence, de nombreux grains de pollen adhèrent aux stigmates et des tubes polliniques ont pénétré entre les papilles.

Cependant, on voit aussi des fleurs femelles dont les stigmates ne touchent aucune anthère. Toutefois, sur de tels stigmates nous avons constaté la présence de nombreux grains de pollen. Il nous paraît fort probable qu'une grande partie du pollen, une fois sortie des anthères, reste plus ou moins enfermée entre les parties basales rapprochées des feuilles et atteigne ainsi les stigmates.

On peut en conclure que la pollinisation se réalise surtout par contact, mais probablement aussi par des grains de pollen en suspension dans l'eau entre les feuilles, donc par cléistogamie de 2[e] ordre (voir p. 117).

2. Formes à rosettes flottantes ou émergées

a) *Port*

Suite à une baisse du niveau d'eau, les sommets de tiges émergent et peuvent même former des feuilles spatulées, rapprochées en rosette. Ces rosettes peuvent être flottantes ou émergées (voir Schotsman, 1967*a*).

b) *Fleurs*

Disposition : voir § 1.b.

Les étamines se développant dans l'eau retenue entre les feuilles, ont un filet court, comparable à celui des étamines submergées. Endothécium, columelle, déhiscence : voir § 1.b.

Si les étamines se développent au-dessus de l'eau, leur filet devient plus long (jusqu'à 2,5 mm) et se courbe parfois, après la déhiscence, vers la nervure principale de la feuille ou retombe (longueur jusqu'à 4,5 mm).

Après l'ouverture de l'anthère, le pollen, très cohérent, reste encore entre les valves, mais les grains tombent ultérieurement par petits groupes. Après quelques heures, les valves se sont progressivement pliées vers le dehors et l'anthère s'est à peu près vidée. Le pollen, saupoudré sur l'eau dans un verre de montre, flotte vers le bord. En présence de fleurs femelles, les grains flottants germent, après 2 à 3 heures, à quelque distance (100-200 μm) des stigmates et au contact des stigmates. Les tubes polliniques pénètrent entre les papilles. Après quelques heures, une grande partie du pollen, humectée par l'eau et devenue transparente, est descendue dans l'eau.

Les stigmates peuvent être dressés ou très étalés, en émergeant de l'eau par leur partie supérieure. Ils peuvent aussi rester dans l'eau retenue entre les feuilles.

Chez plusieurs fleurs, les 2 stigmates montrent une direction plus ou moins opposée (Pl. 3, *L* : un stigmate vers le haut, l'autre à peu près horizontal). La position des stigmates par rapport aux paires de jeunes feuilles au centre de la rosette et par rapport aux fleurs mâles est variée (Pl. 1, *M*, *N*). Certaines positions ressemblent à celles signalées chez *C. lenisulca*.

c) *Pollinisation*

Si les stigmates et les anthères, au moment de la déhiscence, se trouvent dans l'eau entre les feuilles, la pollinisation est comparable à celle de la forme submergée (voir § 1.c). Si l'anthère s'ouvre au-dessus de l'eau, un contact peut s'établir avec un stigmate émergé (Pl. 3, *M*, stigmate de droite fleur 1b). Le pollen d'une telle anthère peut tomber sur un stigmate proche (Pl. 3, *M*, stigmate de gauche de la fleur 1a).

Il est aussi possible qu'un stigmate reste dans l'eau tandis que l'autre se dresse et émerge (Pl. 3, *L* ; fleur femelle 2a). Le stigmate de droite de cette fleur se trouve dans l'eau, touchant l'anthère 1b, ouverte dans l'eau. Le stigmate de gauche émerge et s'applique à l'anthère 3a, ouverte au-dessus de l'eau.

3. Rendement

Pourcentage de méricarpes développés : 85,2 (forme submergée).

DISCUSSION

I. Modes de pollinisation

L'ensemble de nos observations sur les Callitriches montrent qu'on peut distinguer 2 modes principaux de pollinisation :

— sans contact entre stigmates et anthère ;

— par contact entre stigmate(s) et anthère.

1. Ce premier type existe chez certaines espèces amphibies, notamment : *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis* (formes terrestres et formes à rosettes flottantes). Le pollen, toujours libéré dans l'air, est transféré dans l'air mais flotte aussi sur la surface de l'eau. Des expériences ont mis en évidence que l'ep-hydrophilie s'effectue *in vitro* (voir § VI.4).

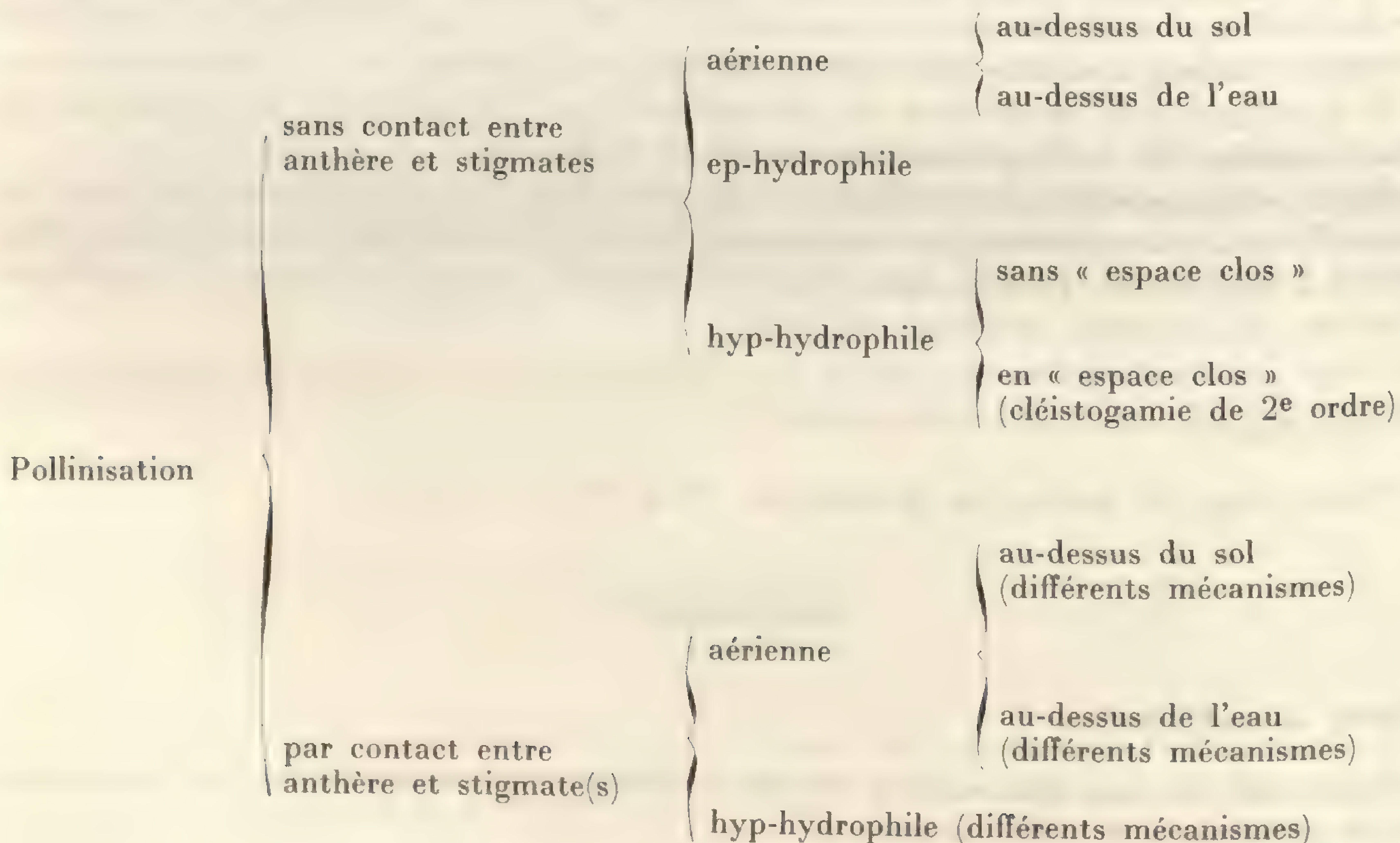
La pollinisation sans contact peut aussi s'effectuer dans l'eau. C'est le cas chez les espèces submergées et parfois chez *C. lusitanica* (forme submergée : cléistogamie de 2e ordre ; voir p. 117 et § VI.3).

2. Le deuxième mode comprend notamment 2 mécanismes de contact :

— L'étamine se courbe vers un stigmate jusqu'à le toucher ; ce contact peut s'établir dans l'air (*C. regis-jubæ*, forme terrestre), mais aussi dans l'eau (*C. brutia*, *C. hamulata* : toutes les formes ; parfois chez des fleurs temporairement immergées de *C. regis-jubæ*).

— L'étamine est le plus souvent dressée au moment de la déhiscence ; un ou deux stigmates touchent l'anthère. Ces stigmates peuvent avoir différentes positions (voir § III). Le contact s'effectue dans l'air (*C. regis-jubæ* : forme à rosettes ; espèces terrestres : *C. deflexa*, *C. peploides*, *C. sonderi*, *C. terrestris*) ou dans l'eau (*C. lenisulca*, *C. lusitanica*).

Schématisation des divers types de pollinisation



De toute évidence, chez la plupart des espèces il n'existe qu'un seul mode de pollinisation, donc sans contact ou par contact. Cependant, le pollen peut être transféré à différents niveaux (air, à la surface de l'eau : *C. obtusangula*, etc.) ou le mécanisme peut changer si un accommodat se transforme en un autre (*C. regis-jubæ*).

Ce sont notamment *C. deflexa* et d'autres espèces terrestres ainsi que *C. brutia* et *C. hamulata* qui connaissent le système le plus strict : un seul niveau de présentation du pollen, un seul mécanisme de contact [1], sans transfert du pollen.

C. lusitanica et plus rarement *C. lenisulca*, ont la possibilité de changer de mode de pollinisation. Ces espèces sont principalement hyp-hydrogames par contact, mais la pollinisation aérienne sans contact devient possible sur les formes à rosettes. De plus, la pollinisation de *C. lusitanica*, sous son accommodat submergé, pourrait s'effectuer par cléistogamie de 2e ordre qui est aussi une forme de pollinisation sans contact (voir p. 117 et § VI.3).

II. **Disposition des fleurs**

Plusieurs espèces possèdent une disposition très régulière et constante ; chez d'autres, la disposition change sous l'influence du milieu ; chez d'autres encore, elle ne montre pas de régularité apparente.

Les cas les plus fréquents sont les suivants :

1. *Fleurs mâles et femelles solitaires*

— Sans régularité apparente : *C. cribrosa* (voir aussi § II.2), *C. cophocarpa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*. En général 1 à 2 fleurs mâles pour 1 à 4 fleurs femelles.

— Alternance régulière entre une paire de feuilles à fleurs mâles et une paire de feuilles à fleurs femelles, parfois interrompue par une paire ayant 1 étamine et 1 fleur femelle : *C. lenisulca*. *C. lusitanica* peut avoir la même disposition, mais moins régulière.

— Dans de nombreuses paires de feuilles une fleur mâle à une aisselle, une fleur femelle à l'aisselle opposée : *C. brutia* et *C. hamulata* ; forme terrestre de *C. regis-jubæ*.

— Espèces submergées.

— *C. mathezii*, quasi dioïque.

2. *Une fleur mâle et une fleur femelle ensemble*

— A chaque aisselle : espèces terrestres (*C. deflexa*, etc...).

— A une aisselle ; à l'aisselle opposée une fleur femelle : *C. regis-jubæ*, forme aquatique à rosettes, forme terrestre.

— Parfois : *C. cribrosa* et *C. stagnalis*.

Une disposition irrégulière, à fleurs solitaires, est indicative d'une pollinisation sans contact entre stigmates et anthère. Toute disposition régulière, à fleurs solitaires ou à deux fleurs de sexe différent par aisselle, est, à quelques exceptions près, indicative d'une pollinisation par contact.

1. Chez *C. brutia*, le mécanisme peut exceptionnellement changer : étamine dressée et stigmate ascendant (p. 126),

III. Modèles des fleurs

Fleurs mâles : Chez la plupart des espèces (pollinisation par contact ou sans contact), l'étamine est dressée au moment de la déhiscence. Seulement chez *C. regis-jubæ* (forme terrestre ; parfois aussi chez des fleurs immergées de la forme à rosettes flottantes), *C. brutia* et *C. hamulata* (sous toutes les formes) existe un autre modèle : le filet se courbe dans la direction d'un stigmate jusqu'à ce que l'anthère le touche.

Fleurs femelles : Celles-ci montrent des modèles plus variés à cause de différences dans l'orientation des stigmates. Le schéma ci-dessous résume quelques-uns des principaux modèles ; ils sont relatifs à l'orientation des stigmates au moment de la pollinisation.

	Stigmates	Espèces
Les 2 stigmates d'une fleur	dressés — écartés................	*C. cribrosa* ft ; fr (peu fréquent) *C. regis-jubæ* fr : parfois fleur à côté de l'étamine
	à partie supérieure couchée sur une feuille........................	*C. cribrosa* fr
	étalés........................	*C. lusitanica* fr
	embrassant la tige...............	*C. regis-jubæ* ft ; fr : fleur opposée à l'étamine *C. brutia* : toutes les formes
	étalés-courbés, souvent l'un sur une feuille, l'autre sous la feuille opposée..........................	*C. lusitanica* fr
	l'un des deux ascendant.........	*C. regis-jubæ* fr : fleur opposée à l'étamine
	en direction opposée : l'un vers le bas, l'autre vers le haut.........	*C. lenisulca* fs
	directions diverses..............	*C lusitanica* fs et fr

Des stigmates embrassant la tige et l'étamine courbée vers un stigmate indiquent toujours une pollinisation par contact. Ces dispositions existent dans l'eau (*C. brutia* ; *C. hamulata*, une espèce voisine) et aussi dans l'air (*C. regis-jubæ* : forme terrestre).

Chez des espèces amphibies à fleurs solitaires, l'étamine dressée et des stigmates dressés-écartés sont indicatifs d'une pollinisation sans contact. En revanche, si une telle étamine et une fleur femelle à stigmates dressés se trouvent ensemble à une aisselle de feuille, la pollinisation s'effectue généralement par contact ; c'est notamment le cas chez *C. regis-jubæ* (forme à rosettes) : la fleur femelle à côté d'une étamine peut avoir des stigmates dressés qui entrent en contact avec l'anthère.

Notons aussi qu'une situation comparable existe chez plusieurs espèces terrestres : l'anthère ouverte de l'étamine dressée touche les deux stigmates dressés et légèrement courbés en arrière de la fleur femelle située à la même aisselle que l'étamine (*C. deflexa*, *C. sonderi*, etc. ; voir aussi Schotsman, 1961*a* ; 1967*a*).

Un changement de milieu dans lequel se développent les fleurs (air ⇄ eau) influence, chez certaines espèces, les modèles des fleurs (notamment *C. regis-jubæ* et *C. lenisulca*).

Chez les espèces hyp-hydrophiles à pollinisation par contact (*C. brutia*, *C. hamulata*), les modèles ne se modifient pas ; les fleurs restent, en fait, dans le même milieu : même sur la forme terrestre, les fleurs se développent et fonctionnent seulement si elles se trouvent dans une gouttelette d'eau (pluie ou rosée).

Les modèles de fleurs de certaines espèces amphibies à pollinisation sans contact (*C. obtusangula*, *C. platycarpa*) ne subissent pas de modifications lorsque la forme à rosettes se change en forme terrestre (ou vice versa). Cependant, dans le dernier cas, les fleurs se trouvent dans l'air, tandis que, sur la forme à rosettes, la partie inférieure de l'étamine et celle des stigmates sont immergées. En revanche, *C. cribrosa* et *C. stagnalis*, appartenant au point de vue biologie florale à ce groupe, montrent une petite différence entre l'orientation des stigmates sur la forme terrestre et celle de la forme à rosettes flottantes.

Attirons, pour terminer, l'attention sur les fleurs femelles de quelques espèces à pollinisation par contact. Chez *C. regis-jubæ* (forme terrestre, fleurs immergées), *C. brutia* et *C. hamulata* (toutes les formes), il n'y a qu'un seul stigmate qui reçoit du pollen, conséquence du fait que l'étamine courbante peut seulement atteindre l'un des deux stigmates.

Un problème se pose chez *C. lenisulca* : si le deuxième stigmate est pollinisé après le premier, par une fleur mâle plus jeune, les ovules ne sont-ils pas déjà fécondés par le pollen qui adhère au premier stigmate ? Dans ce cas, la pollinisation du deuxième serait superflue. Ou pourrait-elle parfois servir comme « réserve » ? Toujours est-il que *C. lenisulca* possède le pourcentage le plus élevé de fruits à 4 méricarpes (81,6 ; voir Tableau II, p. 148).

IV. **Anthères pendant et après la déhiscence**

Très peu d'auteurs se sont penchés sur l'anatomie de l'anthère et sur le mécanisme de la déhiscence.

Hegelmaier (1864), en étudiant le développement de l'anthère, a signalé l'absence ou la présence d'épaississements dans l'endothécium chez quelques espèces ; il pense, cependant, que la déhiscence des deux types d'anthères s'effectue de la même façon. Hegelmaier est probablement le premier auteur qui ait attiré l'attention sur le fait que le filet se termine à l'intérieur de l'anthère (« columelle », voir p. 116). De plus, il a vu des différences entre les columelles de quelques espèces ; d'après ses observations celle de *C. truncata* Guss. (espèce submergée) montre une autre forme que celle qui existe chez certaines espèces à pollinisation aérienne, mais il ne donne pas de précisions.

Clavaud a aussi examiné l'anthère de *C. truncata* ; il a dessiné l'anthère ouverte et sa columelle (voir Schotsman, 1971*b*).

1. Endothécium

Les anthères de *C. cribrosa*, ainsi que celles d'autres espèces amphibies à pollinisation aérienne, s'ouvrent dans l'air et possèdent un endothécium à épaississements très apparents. Cependant, de telles bandes épaissies ne sont pas indicatives d'une déhiscence exclu-

sivement aérienne : elles existent aussi chez des anthères submergées de *C. lenisulca* et de *C. lusitanica*, espèces dont le cycle reproductif peut se dérouler complètement sous la surface de l'eau. Des épaississements bien développés indiquent seulement que la déhiscence est possible dans l'air ; c'est le cas chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica*.

L'endothécium de *C. brutia* et *C. hamulata*, deux espèces hyp-hydrogames sous toutes leurs formes, possèdent aussi des cellules à épaississements. Toutefois, une réduction se manifeste : les bandes se développent faiblement et manquent parfois dans quelques cellules. Ces anthères ne peuvent pas s'ouvrir dans l'air.

Nous avons constaté une absence totale de ces épaississements chez des espèces submergées : *C. hermaphroditica*, *C. truncata*, *C. pulchra* et *C. fassettii*. Chez ces espèces, les cellules de l'endothécium, petites, montrent des parois minces.

2. Comportement des valves

Nos observations ont montré qu'il y a une différence importante entre les espèces à pollinisation aérienne sans contact (*C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa* : obs. personnelles inédites) et à pollinisation aérienne par contact, notamment *C. regis-jubæ*.

Chez les espèces du premier groupe, le mouvement de repliement des valves est assez rapide et fait tomber le pollen pulvérulent ; les anthères se vident complètement.

En revanche, chez *C. regis-jubæ*, l'anthère s'entr'ouvre et une grande partie du pollen, cohérent, reste entre les valves. Celles-ci ne se replient qu'après quelques heures et souvent du pollen y adhère encore. Au moment de la déhiscence, nous avons parfois constaté un mouvement rapide d'écartement des valves, suivi par un mouvement de rapprochement.

C. lenisulca et *C. lusitanica* présentent un cas spécial. Si ces espèces forment des rosettes flottantes (*C. lenisulca*) ou plus ou moins émergées (*C. lusitanica*), certaines étamines peuvent, parfois, partiellement émerger de l'eau. Dans ce cas, les anthères s'entr'ouvrent dans l'air et le comportement de leurs valves est comparable à celui des valves chez *C. regis-jubæ*.

Chez les anthères qui s'ouvrent dans l'eau, les valves restent rapprochées et ne se replient pas (*C. lenisulca* et *C. lusitanica* : formes submergées et formes à rosettes ; *C. brutia* et *C. hamulata* : toutes les formes ; *C. hermaphroditica* et d'autres espèces submergées).

3. Columelle

Une différence considérable existe entre la structure de la columelle chez les espèces à pollinisation sans contact (aérienne et ep-hydrophile : *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*) et les espèces à pollinisation par contact (aérienne : *C. regis-jubæ* ; hyp-hydrophile : *C. brutia*, *C. hamulata* ; principalement hyp-hydrophile : *C. lenisulca*, *C. lusitanica*).

Chez les espèces du premier groupe, les cellules de la columelle, au moment de la déhiscence, sont peu apparentes à cause des restes cellulaires qui les couvrent. Après la déhiscence, la columelle, exposée à l'air, se dessèche rapidement.

En revanche, *C. regis-jubæ*, *C. lenisulca* et *C. lusitanica* possèdent une columelle à peu près subsphérique, non ou partiellement couverte d'un étroit et très léger lambeau de restes cellulaires. Les cellules de la columelle, bien visibles, sont volumineuses et bombées, à membrane mince. Chez des anthères ouvertes dans l'air, la columelle reste pendant un certain temps couverte de pollen et plus ou moins enfermée entre les valves rapprochées ; elle ne se dessèche qu'après quelques heures, lorsque les valves se replient.

La columelle de *C. brutia* (et aussi celle de *C. hamulata*) est également composée de cellules de grande taille mais se prolonge vers le sommet de l'anthère en une paroi mince qui se déchire lors de la déhiscence.

La structure remarquable de la columelle à grosses cellules apparentes paraît donc indépendante du milieu dans lequel la déhiscence a lieu (eau ou air), mais il existe, de toute évidence, un rapport entre ce type de columelle et la pollinisation par contact.

Il nous paraît fort probable que la columelle ait certaines fonctions dans l'anthère, mais à ce sujet on reste encore dans la phase hypothétique.

4. Mécanisme de la déhiscence

Nous avons vu que, chez les espèces à pollinisation aérienne, les bandes d'épaississement sont bien développées. La déhiscence s'effectue ici de la façon normale, connue chez la plupart des Angiospermes terrestres, c'est-à-dire par suite de dessèchement de cellules de l'endothécium.

Chez les Callitriches à pollinisation hydrophile, cependant, ce mécanisme ne peut fonctionner, même si ces bandes lignifiées sont présentes, comme c'est le cas chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica* ; la déhiscence doit donc s'accomplir d'une autre façon.

Nous touchons ici à un problème non encore résolu : comment les anthères submergées, avec ou sans épaississements, s'ouvrent-elles ?

Hegelmaier (1864) suppose que la déhiscence des deux types d'anthères s'effectue de la même manière. Quelques botanistes, en étudiant d'autres Angiospermes à pollinisation hydrophile, ont — eux aussi — essayé de répondre à cette question.

Certains auteurs (Jönsson, 1883-1884 ; Strassburger, 1902) pensent que la pression de la masse du pollen sur la ligne de déhiscence provoque la séparation des valves. D'autres (Balfour, 1879 ; Schenck, 1885) supposent que le gonflement d'une substance mucilagineuse peut causer l'ouverture. Staedtler (1923) discute ces hypothèses et conclut que, dans les anthères des plantes submergées, ce seront généralement des phénomènes de turgescence qui conduisent à la déhiscence. Ernst-Schwarzenbach (1956), dans ses études approfondies sur les Hydrocharitacées, suppose que, dans les anthères sans épaississements, l'ouverture serait le résultat des changements de turgescence dans les cellules de la paroi. Nous ignorons pour le moment, le mécanisme de la déhiscence dans l'eau. Cependant, on pourrait faire quelques suggestions.

Il ne nous paraît pas impossible que, chez les Callitriches à pollinisation hyp-hydrophile, des changements de turgescence dans les cellules de la columelle puissent provoquer l'ouverture de l'anthère.

Ces changements de turgescence jouent peut-être un rôle chez *C. regis-jubæ*. L'anthère de cette Callitriche, après sa déhiscence dans l'air, reste entr'ouverte. C'est seulement

après quelques heures que les valves se replient. Il faut donc qu'un mécanisme retienne les valves en position assez rapprochée pendant ces heures. Or ces valves sont attachées à la partie inférieure de la columelle et il nous semble possible que la turgescence des cellules de cette partie puisse agir sur le comportement des valves. On peut se demander aussi si elle n'est pas à l'origine des rapides mouvements d'écartement et de rapprochement des valves après la déhiscence, mouvements constatés parfois chez *C. regis-jubæ* et *C. lenisulca* (anthère aérienne).

V. **Taille des anthères et rapport pollen-ovule**

Plusieurs espèces à pollinisation sans contact montrent des anthères très volumineuses, contenant une abondance de pollen.

En revanche, les espèces à pollinisation par contact, possèdent des anthères de plus petite taille et le nombre de grains de pollen par anthère est sensiblement réduit. La plus importante réduction se manifeste chez certaines espèces terrestres.

Pour cette raison, à titre de comparaison, nous avons ajouté, dans le Tableau I ci-dessous, les données relatives à *C. sonderi*, espèce terrestre de provenance australienne (obs. personnelles sur matériel d'herbier ; inédites). Ce tableau montre, pour 2 espèces à pollinisation sans contact et 3 espèces à pollinisation par contact : la taille moyenne de l'anthère ; le nombre de grains par anthère ; le nombre de fleurs femelles pollinisées par anthère (voir explication pour *C. lenisulca* ci-dessous) ; le rapport pollen/ovule (chaque pistil possède 4 ovules).

Tableau I : Ces résultats mettent en évidence la grande différence entre la valeur pollen/ovule chez les espèces à pollinisation par contact et celles à pollinisation sans contact.

	Pollinisation sans contact		Pollinisation par contact		
	C. cribrosa fr	*C. obtusangula* fr	*C. regis-jubæ* ft	*C. lenisulca* fs	*C. sonderi* esp. t.
Diam. de l'anthère (en mm)	0,9-1,2	1,0-1,2	0,35	0,35	0,15
Nombre de grains par anthère	7 000-8 000	4 000-5 000	500	400	100
Rapport fleurs ♀/fleur ♂	2/1 1/1	2/1 1/1	2/1 1/1	1/1	1/1
Rapport pollen/ovule	875-1 000 1 750-2 000	500- 625 1 000-1 250	63 125	100	25

Le nombre de fleurs fécondées dépend, chez les espèces à pollinisation par contact, de la disposition des fleurs mâles et femelles :

C. regis-jubæ, forme terrestre : 1 fleur mâle féconde 1 ou 2 fleurs femelles.

C. sonderi, espèce terrestre : 1 fleur mâle féconde 1 fleur femelle.

C. lenisulca, forme submergée : chaque fleur femelle reçoit, en général, par l'un de ses stigmates une partie du pollen d'une anthère, par l'autre stigmate une partie du pollen d'une autre anthère. Ces 2 anthères sont d'âge différent ; chacune féconde par son pollen aussi un stigmate d'une deuxième fleur femelle. On pourrait donc estimer qu'une fleur femelle reçoit par un stigmate la moitié du contenu d'une anthère et par l'autre stigmate la moitié du contenu d'une autre anthère. La quantité totale est équivalente au contenu d'une seule anthère. Pour cette raison, le rapport fleur ♀/fleur ♂ a été indiqué, dans le tableau, par 1/1.

Chez *C. cribrosa* et *C. obtusangula*, espèces sans contact, on ignore le nombre exact des fleurs femelles qui reçoivent le pollen tombant d'une anthère. Le plus souvent ce nombre ne dépassera pas 2 fleurs appartenant à la même rosette. Cependant, du pollen flottant pourrait aussi atteindre des stigmates. D'autre part, on trouve des stigmates sans pollen. En raison du rendement assez faible de certaines Callitriches sans contact par rapport à celui des espèces à pollinisation par contact, il paraît évident que plusieurs fleurs femelles ne reçoivent pas de pollen.

Notons ici que le nombre élevé de méricarpes non développés n'est pas dû à un pouvoir germinatif faible du pollen, ni à une croissance réduite des tubes polliniques (obs. au microscope à fluorescence).

Dans le tableau, nous avons compté pour ces deux dernières espèces, 1 à 2 fleurs femelles pour 1 fleur mâle.

VI. **Pollen**

1. Quelques caractères

— Pollen pulvérulent, à exine sculptée, jaune, pouvant flotter sur l'eau sans se mouiller (espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact : *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, etc.).

— Pollen cohérent, restant un certain temps dans l'anthère entr'ouverte, blanchâtre, à exine ornée ; se mouille difficilement (*C. regis-jubæ*, espèce amphibie à pollinisation par contact, en général aérienne).

— Pollen cohérent, blanchâtre, à exine ornée ; se mouille immédiatement si la déhiscence s'effectue à la surface de l'eau (*C. lenisulca*, forme à rosettes ; pollinisation principalement par contact). *C. lusitanica* possède aussi du pollen blanchâtre, à exine ornée. Le pollen de *C. lenisulca* et de *C. lusitanica*, libéré par une anthère émergée, peut flotter quelque temps sur l'eau sans être mouillé.

— Pollen à enveloppe mince, incolore, sans ornements visibles au microscope (exine extrêmement réduite ou absente : *C. brutia* et *C. hamulata*, espèces amphibies hyp-hydrogames à pollinisation par contact). Les espèces submergées (*C. hermaphroditica*, etc...) possèdent, en apparence, le même type de pollen.

2. Présentation

La présentation du pollen peut avoir lieu :

— uniquement dans l'air (espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact :

C. cribrosa, *C. obtusangula*, etc. ; espèces terrestres ; probablement *C. regis-jubæ* : nous ne savons pas si l'anthère peut s'ouvrir dans l'eau) ;

— uniquement dans l'eau (espèces submergées, notamment *C. hermaphroditica* ; espèces amphibies hyp-hydrogames à pollinisation par contact : *C. brutia*, *C. hamulata*) ;

— à différents niveaux (*C. lenisulca*, *C. lusitanica*).

3. Transport

Le transfert du pollen aux stigmates s'effectue dans l'air, dans l'eau, ou à la surface de l'eau.

Le transport est pratiquement nul chez toutes les espèces à pollinisation par contact entre anthère et stigmates ; des mouvements des grains de pollen dans l'anthère, constatés lors de la présentation dans l'air chez *C. lenisulca* et *C. regis-jubæ*, provoquent de petits déplacements, une sorte de « mini-transport » qui peut faciliter le captage du pollen sur le stigmate.

Le transport dans l'air du pollen tombant s'effectue sur de très courtes distances : au max. 3 à 4 mm (chez *C. cribrosa*, forme à rosettes).

Proctor & Yeo (1975) considèrent les Callitriches amphibies et terrestres comme des anémophiles. Or, c'est seulement chez les espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact que le vent, dans des localités très exposées, pourrait jouer un rôle, mais cette action nous paraît exceptionnelle. Ces espèces fructifient aussi dans des endroits très abrités et dans nos cultures, mais nous ne savons pas si le nombre de méricarpes réussis est inférieur à celui des habitats exposés au vent. Il faudrait donc comparer les rendements des individus provenant de divers habitats avec ceux des plantes vivant dans des cultures.

Les espèces terrestres, souvent minuscules et gazonnantes, possèdent une disposition de fleurs qui met en évidence la pollinisation par contact ; elle exclut, pour cette raison, l'influence du vent (*C. deflexa*, matériel vivant : Schotsman, 1961*a* ; autres espèces : études inédites).

Arber (1920 ; 1963) et Sculthorpe (1967) mentionnent aussi des insectes parmi les vecteurs. Il y a, en effet, parfois des pucerons sur des rosettes ou de petites larves qui mangent une partie des feuilles. Cependant, jusqu'à ce jour, nous n'avons jamais vu du pollen adhérant à leur corps ; nous ne les considérons donc pas comme pollinisateurs.

Le transport à la surface de l'eau est, le plus souvent, limité aux interstices entre les feuilles et au mince film d'eau couvrant une partie des feuilles au centre des rosettes.

Un transfert du pollen plus ou moins en « espace clos » entre les feuilles (cléistogamie de 2e ordre) joue probablement un rôle dans la pollinisation de *C. lusitanica*. Ce mode de transport à petite échelle paraît le plus important chez l'espèce submergée *C. hermaphroditica*. Sept à huit paires de feuilles imbriquées entourent ici des fleurs mâles et femelles. Les grains de pollen, libérés et transportés dans l'eau entre les feuilles, doivent adhérer facilement aux longs stigmates pendants. Le haut rendement de cette espèce, constaté aussi par Clapham (1962), plaide pour ce point de vue. Malheureusement, les détails de cette pollinisation échappent à nos observations.

4. Germination

Le pollen peut germer notamment :

— sur les stigmates dans l'air (*C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. regis-jubæ* ; espèces terrestres) ;

— à la surface de l'eau (pollen flottant de *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. lenisulca*, *C. lusitanica*) ;

— dans l'anthère entr'ouverte dans l'eau (formation de « brosses » de tubes polliniques : *C. brutia* et *C. hamulata* ; *C. lenisulca* ; *C. regis-jubæ*, fleurs immergées ; *C. lusitanica*, mais « brosses » peu développées ou absentes) ;

— sur les stigmates dans l'eau (*C. lusitanica* ; probablement *C. hermaphroditica*).

Quelques points sont ici à relever :

Des observations effectuées *in vitro* sur des fleurs femelles flottantes de *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. lenisulca*, *C. lusitanica* et *C. cribrosa* ont montré que les grains de pollen flottants germent non seulement au contact des stigmates, mais aussi à quelque distance (jusqu'à 200 µm environ). Le tube se dirige vers le stigmate et y pénètre. Au microscope à fluorescence, nous avons pu constater, notamment chez les deux premières espèces, que plusieurs tubes polliniques sont effectivement entrés dans les stigmates ; nous avons pu suivre leurs traces (callose) sur toute la longueur du stigmate et parfois jusqu'aux ovules. Le comportement de ces tubes polliniques est tout à fait semblable à celui observé sur des stigmates pollinisés dans l'air (matériel récolté dans la nature ; stigmates pollinisés dans nos cultures). Ces essais donnent l'indication importante que, hormis la pollinisation aérienne, l'ep-hydrophilie est probable dans la nature chez toutes les espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact.

La germination à courte distance du stigmate existe, en fait, aussi chez les espèces à pollinisation hyp-hydrophile par contact et chez les fleurs immergées de *C. regis-jubæ*. Le pollen germe dans l'anthère et la plupart des grains ne touchent pas le stigmate ; ce sont les tubes polliniques « en brosse » qui relient les grains et le stigmate (Pl. 2, *F*). On peut se demander si les stigmates diffusent une substance dans l'eau qui les entoure, stimulant ainsi la germination.

5. Représentation schématique

Le schéma ci-dessous résume les principaux résultats sur la présentation, le transport et la germination du pollen chez les cinq espèces espagnoles.

Pollinisation par contact

Niveau de présentation	Espèces	Transport	Germination
Air	*C. regis-jubæ* ft		Sur stigmate
Au-dessus de la surface de l'eau	*C. regis-jubæ* fr	(en mouvement dans l'anthère)	Sur stigmate
	C. lenisulca fr (rare)	(en mouvement dans l'anthère)	Sur stigmate
	C. lusitanica fr		Sur stigmate
A la surface de l'eau	*C. lenisulca* fr		Dans l'anthère tout de suite remplie d'eau ; « brosse »
Dans l'eau	*C. lenisulca* fs		Dans l'anthère « brosse »
	C. lusitanica fr (eau entre feuilles)		Sur stigmate
	C. lusitanica fs		Sur stigmate ; parfois dans l'anthère
	C. brutia (toutes formes)		Dans l'anthère ; « brosse »
	C. regis-jubæ (fleurs immergées)		Dans l'anthère ; « brosse »

Pollinisation sans contact

Niveau de présentation	Espèces	Transport	Germination
Air	*C. cribrosa* ft	Air	Sur stigmate
Au-dessus de la surface de l'eau	*C. cribrosa* fr *C. lenisulca* fr *C. lusitanica* fr	Air	Sur stigmate
		Flottant à la surface de l'eau	Proche du stigmate ou au contact (*in vitro*)
Dans l'eau	*C. lusitanica* fs	Probable en « espace clos » entre les feuilles : cléistogamie de 2e ordre	Sur stigmate, entre les feuilles

VII. **Géitonogamie et pollinisation croisée**

Chez les espèces à pollinisation aérienne sans contact, le pollen, abondant et pulvérulent, tombera le plus souvent sur les stigmates appartenant à la même plante (formes terrestres et à rosettes) ; la géitonogamie sera donc fréquente.

Toutefois, dans des populations denses, à rosettes serrées, le pollen — tombant ou flottant — pourrait toucher des stigmates d'un autre individu. La pollinisation croisée serait donc possible. Les deux cas suivants la mettent en évidence.

— *Hybride intraspécifique* : chez *C. stagnalis*, une espèce à pollinisation aérienne sans contact, existent des plantes à 1 paire de chromosomes satellifères ; chez d'autres exemplaires, cette paire ne porte pas de satellites. Dans une localité où ces petites populations étaient entremêlées, nous avons trouvé des exemplaires dont la paire de chromosomes en question possédait 1 élément sans satellite et 1 élément satellifère. De toute évidence, des croisements avaient eu lieu.

— *Hybride interspécifique* : des plantes stériles ayant $2n = 15$ chromosomes ont été trouvées au Danemark (Jörgensen, 1923 ; Savidge, 1959), ainsi qu'en Suisse et en France (Schotsman, 1961*b*, 1967*a* ; Schotsman & Haldimann, 1981). Elles sont fort probablement issues d'un croisement entre *C. cophocarpa* à $2n = 10$ et *C. platycarpa* à $2n = 20$ (Savidge, *l.c.* ; Schotsman, *l.c.* ; Schotsman & Haldimann, *l.c.*).

Notons que c'est le seul hybride interspécifique actuellement connu parmi les Callitriches répandues en Europe et en Afrique du Nord. Une telle hybridation, même entre des espèces à pollinisation sans contact, reste donc tout à fait exceptionnelle.

Chez toutes les espèces à pollinisation par contact entre stigmate et anthère, le fait même de ce contact, empêchera les croisements entre les individus d'une même population, ainsi que l'hybridation intra- et interspécifiques. Nous laissons ici de côté plusieurs autres mécanismes d'isolement qui opèrent entre différentes espèces.

Entre les individus d'une même population d'hyp-hydrophiles par contact, notamment lorsque les tiges sont très serrées, il serait possible que des grains de pollen détachés de l'anthère et germés ou non, atteignent des fleurs femelles d'un autre individu. Mais pour féconder ces fleurs, il faudrait encore que ces grains adhèrent à un stigmate réceptif avant que la géitonogamie n'ait eu lieu et que leurs tubes polliniques, éventuellement en cours de développement, ne soient déjà pas trop longs. Une telle fécondation est donc peu probable. D'autre part, une population se composera d'un seul biotype, donc d'individus fort probablement identiques au point de vue génétique ; une pollinisation croisée éventuelle entre ces individus donnera, en fait, le même résultat que la géitonogamie.

Le manque de recombinaison de gènes entre les individus d'une même population a un effet désavantageux (« cul de sac » de l'évolution : Takhtajan, 1959). Cependant, dans les habitats à conditions très spéciales où vivent la plupart des Callitriches à pollinisation par contact, — mares et suintements d'eau temporaires, petites vasques rocheuses —, la survie de l'espèce dépend d'une adaptation optimale de tous les individus à leur habitat.

La géitonogamie (autogamie de 2^e^ ordre) apporte ici certains avantages :

— Un seul individu suffit pour l'installation d'une population (pionnier).

— Rétablissement rapide d'une population ; même un seul méricarpe peut, après une réduction extrême d'une population, fonder un nouveau groupe d'individus, aussi bien adaptés à leur milieu que les précédents.

— Pollinisation assurée.

— Transport du pollen nul, donc indépendant d'un vecteur ; pratiquement pas de perte.

— Économie du pollen : le nombre de grains peut être réduit. De plus, chez *C. lenisulca* et *C. regis-jubæ* (forme à rosettes), une seule anthère peut féconder 2 fleurs femelles.

— Fructification abondante avec haut rendement des fruits bien développés ; donc utilisation maximale du potentiel reproductif.

Notons, pour terminer, que la géitonogamie est, au point de vue génétique, évidemment équivalente à l'autogamie. Ainsi s'explique le fait que chaque population peut être très homogène en ce qui concerne des caractères morphologiques et anatomiques des individus qui la composent. En revanche, des populations locales d'une espèce sont souvent très dissemblables les unes des autres.

VIII. **Rapport entre méricarpes développés et mode de pollinisation**

Le Tableau II montre le rapport entre le mode de pollinisation et le nombre des méricarpes bien développés pour les 5 espèces traitées dans cet article ainsi que — à titre de comparaison — pour 2 autres espèces : *C. stagnalis* et *C. hamulata.* Chaque espèce est représentée par un seul accommodat.

TABLEAU II.

	POLLINISATION PAR CONTACT					POLLINISATION SANS CONTACT	
	Étamine courbée vers stigmate			Stigmate courbé vers anthère		Aérienne et probablement ep-hydrophile	
	dans l'eau		dans l'air	dans l'eau			
	C. hamulata fr	*C. brutia* fr	*C. regis-jubæ* ft	*C. lenisulca* fs	*C. lusitanica* fs	*C. cribrosa* fr	*C. stagnalis* fr
Nombre de fruits réussis et non réussis	153	138	143	147	137	132	356
Nombre potentiel de méricarpes	612	552	572	588	548	528	1 424
Nombre de méricarpes réussis	565	497	523	519	467	367	911
Pourcentage de méricarpes réussis	94,0	90,0	91,4	86,5	85,2	69,5	63,2
Pourcentage de fruits à							
0	0	0	0.8	3.4	4.4	15.2	10.6
1	2,6	6,5	2,1	7,5	7,3	3,8	14,0
2	4,6	4,3	5,5	3,4	5,8	19,7	23,7
3	13,7	11,6	13,9	4,1	8,0	10,5	12,0
4 méricarpes	79,1	77,6	77,7	81,6	74,5	50,8	39,7

C. stagnalis, espèce amphibie qui fleurit sur l'accommodat à rosettes flottantes et sur l'accommodat terrestre, possède, sur la première forme des stigmates dressés-étalés. La disposition des fleurs et la pollinisation de la forme à rosettes sont comparables à celles de *C. cribrosa*. La population provient du département du Cher (France).

C. hamulata, espèce voisine de *C. brutia*, possède une disposition de fleurs et un mécanisme de pollinisation tout à fait analogues à ceux de *C. brutia*. Provenance de la population : département du Loiret (France).

Dans le Tableau, nous avons incorporé la forme submergée de *C. lusitanica* dans les colonnes « pollinisation par contact ; stigmate courbé vers l'anthère ; dans l'eau ». Sur les exemplaires en fruit, on ne pouvait plus voir comment les fleurs femelles étaient pollinisées. Toutefois sur certaines plantes florifères étudiées, le contact visible fut fréquent. Nous supposons, par conséquent, que c'est le mode principal pour l'accommodat submergé de cette population.

Le pourcentage de méricarpes réussis ainsi que le pourcentage de fruits avortés (méricarpes 0) rejoignent les résultats obtenus pour *C. lenisulca*, espèce dont la forme submergée possède une pollinisation par contact comparable. Pour cette raison, nous avons traité, dans les conclusions, les deux espèces ensemble. Il reste cependant la possibilité que chez *C. lusitanica*, un certain nombre de fécondations réussies pourraient être dues à la cléistogamie de 2e ordre, donc à une pollinisation sans contact.

Pour *C. cribrosa* et *C. stagnalis*, nous avons ajouté la pollinisation ep-hydrophile. Cette pollinisation a été constaté *in vitro* ; il est donc probable qu'elle s'effectue aussi dans la nature.

Quelques conclusions se dégagent de ce Tableau :

— La pollinisation par contact donne un pourcentage élevé de méricarpes réussis.

— Le pourcentage de méricarpes réussis chez les espèces sans contact est nettement moins élevé.

— Le pourcentage de fruits normaux — à 4 méricarpes — est sensiblement plus important chez les espèces à pollinisation par contact que chez celles sans contact.

— Le pourcentage de fruits avortés (méricarpes 0) est considérablement plus élevé chez les espèces sans contact que chez les espèces à pollinisation par contact.

— Parmi les espèces à pollinisation par contact, celles dont l'étamine se courbe vers un stigmate montre le rendement le plus élevé. Le mécanisme inverse (orientation du stigmate vers l'anthère) pourrait donc être moins efficace.

— Chez *C. lusitanica* et *C. lenisulca*, les pourcentages de méricarpes réussis sont à peu près semblables, mais *C. lenisulca* possède un pourcentage plus élevé de fruits à 4 méricarpes. Cette dernière valeur dépasse celles de toutes les autres espèces.

— Le mécanisme par l'étamine se courbant est quasi indépendant du milieu ; le pourcentage de méricarpes bien développés chez la forme terrestre de *C. regis-jubæ* est peu différent des pourcentages des deux espèces hydrophiles *C. brutia* et *C. hamulata*. Ces trois espèces n'ont pas de fruits complètement avortés.

— Le pourcentage de méricarpes normaux est plus élevé chez *C. cribrosa* que chez *C. stagnalis*. Il y a aussi une différence entre les nombres de fruits normalement développés : chez *C. cribrosa* ce nombre concerne encore la moitié des fruits tandis que chez *C. stagnalis*

il n'atteint que 40 %. Nous ignorons la cause de cette différence. La quantité de pollen pourrait jouer un rôle : l'anthère de *C. cribrosa*, très volumineuse, contient une quantité plus importante de pollen.

IX. Tendances évolutives et adaptations

Lorsqu'on étudie les quelques espèces actuelles traitées dans cet article, on trouve un réseau complexe de combinaisons entre formes écologiques et différents types de pollinisation, aboutissements des lignées qui — avant notre ère — se sont ramifiées, séparées, entrecroisées.

Nos connaissances sont encore trop incomplètes pour essayer de retracer leurs voies. Cependant, au point de vue biologie florale, nous pouvons faire quelques suggestions.

Les Callitriches sont probablement issues d'ancêtres terrestres, à pollinisation aérienne sans contact, ayant peut-être déjà des fleurs réduites ; il pourrait s'agir d'anémophiles.

Au cours de la diversification de différentes espèces et groupes d'espèces, deux tendances principales se sont manifestées :

— spécialisation du mécanisme de pollinisation conduisant vers le contact anthère-stigmate, et donc vers la géitonogamie obligatoire ;

— adaptation de la pollinisation au milieu aquatique, accompagnée de certaines réductions.

Ces tendances apparaissent parfois ensemble dans une même espèce, mais peuvent être aussi indépendantes l'une de l'autre.

Les espèces terrestres montrent uniquement la première tendance ; ces Callitriches — et donc leur pollinisation — ne possèdent aucune adaptation à la vie aquatique.

L'inverse existe chez des espèces submergées : l'adaptation à l'habitat aquatique est optimale, aussi bien pour la pollinisation (phénomènes de réduction) que pour les caractères morphologiques et anatomiques, mais la pollinisation s'effectue sans contact.

Entre ces deux extrêmes, plusieurs combinaisons s'avèrent possibles.

Parmi celles-ci, les espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact montrent probablement divers caractères proches de ceux de l'ancêtre hypothétique ; leurs modèles de fleurs et le mécanisme de pollinisation sont parmi les moins spécialisés. L'exine et l'endothécium ressemblent tout à fait à ceux d'une Angiosperme terrestre. Cependant, l'ep-hydrophilie est possible, ce qui pourrait être l'un des premiers pas vers l'adaptation de la pollinisation à l'habitat aquatique. Il faut encore noter que ces espèces ne connaissent pas de floraison submergée.

Chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica*, les deux tendances vont ensemble. N'ayant pas d'accommodats terrestres, ces espèces peuvent fleurir sur leurs rosettes flottantes ; elles achèvent, cependant, leur cycle de reproduction souvent en état complètement submergé. L'adaptation au milieu aquatique est donc très marquée. Toutefois, quelques caractères « terrestres » sont présents : exine, épaississements de l'endothécium. Cet endothécium peut fonctionner dans l'air et rend ainsi possible la pollinisation aérienne.

Chez les espèces amphibies hyp-hydrophiles par contact — *C. brutia* et *C. hamulata* — l'adaptation de la pollinisation à l'habitat aquatique est encore plus accusée : la pollinisa-

tion, sur les 3 accommodats, s'effectue uniquement dans ce milieu ; l'endothécium montre une réduction des épaississements tandis que le sporoderme est extrêmement mince et sans ornements. En revanche, ces Callitriches vivent souvent longtemps sur sol émergé ; peut-être s'agit-il d'un reste de leur héritage terrestre et on constate le fait curieux que ces formes sont hyp-hydrogames.

Quelques autres tendances apparaissent dans le genre :

— l'apogamie ; chez *C. palustris*, la forme terrestre, montrant une forte réduction de stigmates ainsi que des étamines avortées, est apospore (Schotsman, 1954 ; 1967*a*).

— la cléistogamie de 2e ordre, chez *C. hermaphroditica*, espèce submergée, probablement le seul mode de pollinisation.

Pour terminer, attirons l'attention sur le phénomène de convergence. Les mécanismes de pollinisation montrent parfois des analogies plus ou moins importantes. La pollinisation de *C. lenisulca*, notamment, a plusieurs points en commun avec celle de *C. lusitanica*. Mais en ce qui concerne les caractères morphologiques, anatomiques et caryologiques, ces espèces sont très éloignées l'une de l'autre.

C. regis-jubæ et *C. brutia* montrent aussi une analogie intéressante : la forme terrestre de *C. regis-jubæ* — et donc à pollinisation aérienne — présente le même modèle de fleurs et le même mécanisme par contact que l'hyp-hydrogame par contact *C. brutia*, mais ces espèces ne sont aucunement affines. Ce mécanisme, probablement le plus efficace, s'est donc développé dans deux milieux différents et chez des espèces non voisines.

X. **Comparaison entre les Callitriches et d'autres Angiospermes aquatiques**

Dans son livre classique sur les plantes aquatiques, Arber (1920) écrivit la remarque suivante : « The most notable characteristic of the flowers of the majority of Aquatic Angiosperms is that they make singularly little concession to the aquatic medium ».

Il est vrai que la plupart des hydrophytes vasculaires possèdent des fleurs qui ne diffèrent aucunement des espèces ou des genres voisins vivant sur terre ferme. Leurs fleurs flottent sur l'eau ou émergent et même si les parties végétatives se développent sous la surface de l'eau, la morphologie florale ainsi que la pollinisation restent tout à fait semblables à celles des plantes terrestres. Nous pensons ici à : *Lobelia dortmanna*, *Utricularia*, *Nymphæa*, *Nuphar*, *Limnanthemum*, *Hottonia*, *Trapa*, *Alismataceæ*, *Pontederiaceæ*, *Aponogetonaceæ*, etc...

Plusieurs sont des anémophiles (*Sparganium*, *Hippuris*, *Myriophyllum*, *Littorella*), d'autres des entomophiles (*Ranunculus*, *Menyanthes*, *Trapa*, *Bacopa*, *Utricularia* : Sculthorpe, 1967 ; *Alisma*, *Nymphæa*, *Hottonia* : Faegri & Van der Pijl, 1979).

Parmi les Angiospermes submergées, quelques espèces possèdent des fleurs flottantes, parfois détachées de la plante. Cependant, le pollen n'est pas transféré sur la surface de l'eau, mais dans l'air. On voit que, même chez ces espèces très adaptées à un habitat aquatique, le pollen ainsi que les stigmates n'entrent pas en contact avec l'eau ; différentes structures et mécanismes empêchent leur humectage (*Hydrilla verticillata*, *Lagarosiphon muscoides*, *Vallisneria*, *Enhalus acoroides* : Ernst-Schwarzenbach, 1945 ; den Hartog, 1957). En effet, le contact avec l'eau a généralement une influence nuisible voire mortelle sur

le pollen, bien que chez quelques Angiospermes terrestres, les grains possèdent une certaine résistance (Hagerup, 1950 ; Daumann, 1963, 1970 ; Eisikowitch & Woodell, 1975 ; Gilissen & Brantjes, 1978). Il en résulte que des plantes dont les grains de pollen supportent le contact avec l'eau et germent à la surface ainsi que celles dont le pollen fonctionne seulement dans ce milieu, sont peu nombreuses. A ce petit groupe appartiennent des espèces à pollinisation ep-hydrophile et hyp-hydrophile.

L'ep-hydrophilie a été constatée notamment chez quelques espèces d'*Elodea* (Ernst-Schwarzenbach, 1945) et chez *Potamogeton pectinatus* ; elle est probable chez *Ruppia maritima* (Pettitt & Jermy, 1975). D'après De Cock (1980), le pollen filiforme de *Zostera*, souvent libéré dans l'eau, peut aussi se répandre à la surface.

Le groupe des espèces hyp-hydrogames comprend surtout des plantes à pollinisation sous-marine, appartenant notamment aux genres suivants : *Thalassia*, *Halophila*, *Posidonia*, *Halodule*, *Enhalus*, *Cymodocea*, *Thalassodendron*, *Amphibolis*. Parmi les plantes aquatiques des eaux douces, la pollinisation hyp-hydrophile fait plutôt exception (*Zannichellia*, *Najas*). On peut y ajouter *Ceratophyllum* dont la pollinisation s'effectue dans l'eau ; cependant, les étamines se détachent et les anthères s'ouvrent à la surface, dans l'air.

Il est intéressant de noter que, parmi les Dicotylédones, l'hyp-hydrophilie est seulement connue chez *Ceratophyllum* et plusieurs Callitriches ; toutes les autres espèces hyp-hydrogames appartiennent aux Monocotylédones.

L'adaptation très marquée des hyp-hydrophiles s'accompagne de phénomènes de réduction relatifs aux parties florales, à l'endothécium, au développement de l'exine. A propos de l'exine, on a constaté qu'elle est mince et parfois ornementée, notamment chez *Zannichellia*, *Enhalus acoroides* et *Thalassia hemprichii* (Pettitt, 1980). En revanche, chez plusieurs espèces, elle ne montre aucune structure (*Najas*, *Halodule*, *Halophila*, *Zostera*, *Ceratophyllum* ; Pettitt & Jermy, 1975). Chez les espèces sous-marines, ce sont, d'après Pettitt (*l.c.*), seulement des grains sphériques qui possèdent une exine sculptée (*Enhalus*, *Thalassia*) ; l'exine est fortement réduite ou absente sur des grains enfermés dans des tubes moniliformes (*Halophila*) et sur des grains filiformes (*Zostera*, *Posidonia*, *Amphibolis*, *Heterozostera*, *Thalassodendron*). La présence de l'exine reste, d'ailleurs, parfois difficile à démontrer, notamment chez *Zostera*, *Halodule* et *Thalassodendron* (Pettitt, *l.c.*).

En ce qui concerne la germination du pollen, il faut attirer l'attention sur le fait intéressant que chez *Amphibolis* un contact entre stigmate et grain de pollen soit nécessaire pour activer la formation du tube pollinique (Pettitt, Ducker & Knox, 1981). En revanche, chez *Thalassia*, les grains de pollen, se trouvant dans une masse gélatineuse, germent et forment des tubes polliniques avant d'être arrivés aux stigmates (den Hartog, 1970).

Des espèces monoïques à fleurs unisexuées sont peu communes parmi les hydrophytes (*Zannichellia*, *Ceratophyllum*). La géitonogamie semble assez exceptionnelle ; elle existerait notamment chez *Zannichellia*, mais sous forme d'une pollinisation hyp-hydrophile sans contact.

Quelques particularités observées chez les Callitriches sont plus ou moins comparables à celles connues chez quelques autres genres d'hydrophytes : l'existence des espèces terrestres et aquatiques appartenant au même genre (*Utricularia*, mais la biologie florale est très différente) ; la déhiscence et la pollinisation à deux niveaux (*Zostera*, De Cock, *l.c.*), phénomènes semblant très rares en dehors des Callitriches ; la formation de « brosses » entre anthère et stigmate (*Elatine brochoni* et *E. alsinastrum* ; Schotsman, 1967*b* ; Schotsman

& Bosserdet, 1966 ; il s'agit ici de fleurs hermaphrodites) ; divers phénomènes de réduction qui concernent la structure florale, l'endothécium, l'exine (différentes espèces) ; la germination à distance des stigmates (*Thalassia*, den Hartog, *l.c.*).

Certaines orientations des étamines et des stigmates font penser aux mouvements observés chez les Elatines mentionnées ci-dessus et à ceux du style et des demi-anthères étudiés par De Cock sur *Zostera*.

En revanche, on ne trouve chez *Callitriche* ni anthères explosives, ni fleurs détachées, mobiles et à appareil « de voile », ni pollen filiforme, ni grains en tubes mucilagineux ou en tétrades.

Les *Callitriche* occupent, par différents aspects de leur biologie florale, une position à part parmi les hygro- et hydrophytes. Notons surtout : la monoecie à peu près générale, à fleurs diclines ; la forte tendance à la géitonogamie allant jusqu'à la géitonogamie obligatoire ; la pollinisation par contact, aérienne et hyp-hydrophile ; la pollinisation par contact et sans contact à différents niveaux, chez une même espèce ; la pollinisation par contact d'une fleur femelle par deux fleurs mâles d'âge différent ; l'étamine courbée vers un stigmate et l'inverse (fleurs submergées) ; la structure de l'anthère (columelle) ; des formes terrestres à pollinisation hyp-hydrophile.

Le résumé ci-dessous présente très brièvement quelques ressemblances et différences entre quelques Callitriches et certaines Angiospermes aquatiques.

Callitriches	Autres Angiospermes aquatiques
Structure anthère : columelle.	—
Déhiscence possible dans l'eau et dans l'air ; endothécium et exine présents : *C. lenisulca*, *C. lusitanica*.	—
Mouvement du pollen dans l'anthère : *C. regis-jubæ* fr.	—
Pollen transporté dans l'eau entre les feuilles, en espace « clos » (cléistogamie de 2^e ordre) : possible chez *C. lusitanica* ; *C. hermaphroditica*.	—
Seulement l'un des 2 stigmates d'une fleur ♀ reçoit du pollen (contact) : *C. regis-jubæ* ft ; *C. brutia*, *C. hamulata*.	—
1 fleur ♀ fécondée par 2 fleurs ♂ d'âge différent : *C. lenisulca*.	—
Étamine courbée vers le stigmate, dans l'eau ; pollinisation hyp-hydrophile par contact : *C. brutia*, *C. hamulata*.	—
Formes terrestres hyp-hydrogames (pollinisation dans une gouttelette d'eau) : *C. brutia*, *C. hamulata*.	—
Pollinisation sans contact et par contact à plusieurs niveaux : *C. lusitanica*.	—

Callitriches	Autres Angiospermes aquatiques
—	Fleurs ♂ détachées, flottantes : *Elodea*, *Vallisneria*.
—	Étamines détachées, flottantes : *Ceratophyllum*.
—	Staminodes ou étamines fonctionnant comme appareil de « voile » : *Hydrilla*, *Lagarosiphon*, *Elodea canadensis*.
—	Anthères explosives : *Elodea occidentalis*, *Hydrilla verticillata*.
—	Pollen filiforme : *Posidonia*, *Zostera maritima*, *Cymodocea*, *Amphibolis*, *Heterozostera*, *Thalassodendron*.
—	Tubes mucilagineux contenant chacun 4 grains de pollen : *Halophila*.
—	Pollen enrobé de substance visqueuse : *Thalassia*.
—	Pollen restant en tétrades : *Elodea canadensis*, *E. occidentalis*.
La plupart des espèces monoïques ; dioecie probable chez 2 espèces.	Monoïques : notamment *Najas*, *Ceratophyllum*, *Zannichellia*, *Zostera*, *Halophila decipiens* ; dioïques : *Vallisneria*, plusieurs *Elodea*, la plupart des espèces à pollinisation sous-marine.
Forte tendance à la géitonogamie (pollinisation sans contact) ou géitonogamie obligatoire (pollinisation par contact entre anthère et stigmate).	Tendance à la géitonogamie plutôt rare : notamment *Zannichellia* (pollinisation sans contact).
Contact entre anthère et stigmate dans l'air : *C. regis-jubæ* ; géitonogamie.	*Elatine hexandra*, *E. brochoni*, *E. alsinastrum* ; autogamie.
Germination du pollen après adhérence au stigmate : probable chez formes et espèces à pollinisation hyp-hydrophile sans contact.	Adhérence au stigmate nécessaire : *Amphibolis*, *Zostera* ; probablement *Halophila* (pollinisation sans contact).
Germination du pollen à courte distance du stigmate : pollen flottant de *C. platycarpa*, etc. (*in vitro*).	Germination à distance des stigmates : *Thalassia* (pollinisation sous-marine).
Germination du pollen dans l'anthère, « brosses » de tubes polliniques : *C. brutia*, *C. hamulata*, *C. lenisulca* (pollinisation hyp-hydrophile par contact).	Germination du pollen dans l'anthère, avec « brosses » : *Elatine* (pollinisation aérienne par contact).
	Germination dans l'anthère ou dans l'enveloppe qui l'entoure : *Najas* (pollinisation hyp-hydrophile sans contact).
Ep-hydrophilie : probable chez toutes les espèces amphibies à pollinisation aérienne (formes à rosettes) ; possible chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica* (formes à rosettes).	*Elodea canadensis*, *E. occidentalis*, *E. callitrichoides*, *Potamogeton pectinatus* ; probable : *Ruppia maritima* ; parfois : *Zostera*.

Callitriches	Autres Angiospermes aquatiques
Hyp-hydrophilie : espèces submergées (*C. hermaphroditica*, *C. truncata*, etc.) ; *C. brutia*, *C. hamulata*.	*Zannichellia*, *Najas* ; Angiospermes marines.
Principalement hyp-hydrophiles : *C. lenisulca*, *C. lusitanica*.	*Zostera*, *Ruppia*.
Phénomènes de réduction :	
Périanthe 0 (toutes les espèces).	Périanthe 0 : *Zostera*, *Zannichellia* (fleur ♂), *Najas graminea* (fleur ♀).
Étamine 1 (toutes les espèces).	Étamine 1 : *Zannichellia* ; 1 anthère sessile : *Najas sp.*
Fleur ♀ à 4 ovules (toutes les espèces).	Fleur ♀ à 1 ovule : *Ceratophyllum*, *Zostera*, *Najas*, *Zannichellia*, *Posidonia*.
Bandes épaissies de l'endothécium réduites, parfois absentes dans quelques cellules : *C. brutia*, *C. hamulata* (hyp-hydrogames).	Bandes réduites : *Xystrolobus*, *Ottelia* (pollinisation aérienne) ; *Zostera* (pollinisation hyp-hydrophile, parfois ep-hydrophile).
Bandes absentes : espèces submergées (*C. hermaphroditica*, *C. fassettii*, *C. truncata*, etc.).	*Hydrocharis morsus-ranæ*, *Hydrilla*, *Lagarosiphon* (pollinisation aérienne) ; *Elodea occidentalis* (ep-hydrogame) ; *Halophila* (hyp-hydrogame).
Exine ornementée présente : espèces amphibies à pollinisation aérienne (ep-hydrophilie possible) : *C. cribrosa*, *C. platycarpa*, etc. ; espèces principalement hyp-hydrogames : *C. lenisulca*, *C. lusitanica*.	*Potamogeton pectinatus* (ep-hydrogame) ; *Thalassia hemprichii*, *Enhalus acoroides* (espèces marines) ; *Ruppia* ; *Zannichellia palustris* (faiblement ornementée).
Exine extrêmement réduite ou absente : *C. brutia*, *C. hamulata* (hyp-hydrogames) ; espèces submergées.	Exine extrêmement mince, sans structure : *Najas flexilis*, *Ceratophyllum* ; *Halophila decipiens*, *Halodule wrightii* (espèces marines).
	Exine difficile à mettre en évidence : *Zostera*, *Halodule*, *Thalassodendron* (espèces marines).
	Exine vraiment absente : *Halophila stipulacea*, *Amphibolis antarctica* (espèces marines).

Les quelques exemples donnés dans cet aperçu ont été empruntés aux travaux suivants : Arber (1920) ; Ernst-Schwarzenbach (1945 ; 1956) ; den Hartog (1957 ; 1970) ; Schotsman (1967*b*), Schotsman & Bosserdet (1966) ; Sculthorpe (1967) ; Ducker & *al.* (1976 ; 1978) ; Pettitt (1980) ; Pettitt & *al.* (1975 ; 1981) ; De Cock (1980).

En ce qui concerne les Callitriches : Schotsman ; résultats mentionnés dans le présent travail et articles cités en bibliographie.

CONCLUSIONS

Dans cette étude, nous avons expliqué et comparé plusieurs observations sur la pollinisation dans le genre *Callitriche*. Elles nous ont permis d'acquérir une connaissance assez détaillée chez une quinzaine d'espèces et une notion plus globale chez certaines autres espèces.

Il s'est avéré que, malgré les fleurs unisexuées réduites et très uniformes dans le genre, les Callitriches présentent une diversité inattendue de types de pollinisation : pollinisation sans contact et par contact entre anthère et stigmate(s), en combinaison avec l'hyphydrophilie et la pollinisation aérienne ; à ces types s'ajoutent l'ep-hydrophilie, différents mécanismes de contact et quelques variations de pollinisation sans contact.

Certaines espèces montrent une plasticité remarquable de leur système de pollinisation qui peut s'adapter à l'eau et à l'air. En revanche, d'autres ne possèdent qu'un seul mécanisme : il reste le même sur tous les accommodats.

Les détails de types de pollinisation sont parfois surprenants : rappelons les deux mécanismes de contact chez *C. regis-jubæ*, dont le plus efficace fonctionne sur la forme terrestre lors du dessèchement progressif du substratum et *C. lenisulca*, dont chaque fleur femelle reçoit le pollen de deux fleurs mâles, souvent d'âge différent ; rappelons aussi la précision avec laquelle une étamine se courbe vers « son » stigmate, les « brosses » de tubes polliniques, les espèces terrestres dont la position de l'anthère, située entre deux stigmates, rend le contact quasi inévitable.

A peu près tous les types de pollinisation conduisent à la géitonogamie (au point de vue génétique équivalente à l'autofécondation) : obligatoire chez les espèces à mécanismes de contact, moins stricte chez les autres. L'extrême rareté d'hybrides interspécifiques s'explique, en partie, par cette forte tendance à l'auto-pollinisation qui règne dans le genre.

En dépit des conséquences défavorables, la géitonogamie obligatoire présente des avantages — et peut même être essentielle — pour la survie de plusieurs annuelles vivant dans des milieux à conditions extrêmes.

Une autre tendance qui se manifeste dans le genre concerne les phénomènes de réduction. Ceux qui affectent la taille de l'anthère et le nombre de grains de pollen qu'elle contient, sont liés aux mécanismes de contact. La réduction de l'endothécium et celle de l'exine sont indicatives d'une pollinisation strictement hyp-hydrophile.

La pollinisation des Callitriches resta longtemps mal connue. On considéra quelques espèces comme des anémophiles, d'autres comme des hydrophiles à pollinisation plus ou moins aléatoire.

Nos observations révèlent que la réalité est beaucoup plus complexe — et plus fascinante — que ce qu'on avait pensé. Elles mettent aussi en relief que, par rapport aux autres Angiospermes aquatiques, la pollinisation des Callitriches présente plusieurs traits uniques. Par ailleurs, ce sont les résultats de ces observations qui nous permettent d'élucider différents problèmes : les rendements de fruits très inégaux des espèces, la variation discontinue entre les populations locales d'une seule espèce, les possibilités et les impossibilités d'hybridations intra- et interspécifiques. L'étude de la biologie florale démontre ainsi son impor-

tance pour la biosystématique de ce genre critique qui demande une approche large et diversifiée, donc multidisciplinaire.

Dans le domaine de la pollinisation, plusieurs détails restent encore mal compris, d'autres sont à peine abordés : la durée de réceptivité des stigmates, le rôle de la pollinisation du deuxième stigmate chez *C. lenisulca*, la reconnaissance du pollen, la fonction de la columelle, le mécanisme de déhiscence chez les anthères submergées.

LISTE DE QUELQUES *CALLITRICHE* ET LEUR POLLINISATION

Espèces amphibies

C. brutia et *C. hamulata* : pollinisation hyp-hydrophile par contact entre anthère et stigmate (formes submergée, à rosettes, terrestre).

C. cophocarpa, *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis* : pollinisation aérienne sans contact entre anthère et stigmates (formes à rosettes, terrestre) ; ep-hydrophilie probable dans la nature (forme à rosettes ; constatée *in vitro*).

C. palustris : pollinisation sans contact possible (forme à rosettes) ; apospore sous sa forme terrestre.

C. regis-jubæ : pollinisation aérienne par contact ; la forme terrestre et la forme à rosettes diffèrent par leur mécanisme ; pollinisation hyp-hydrophile par contact, occasionnellement sur fleurs immergées.

Espèces à deux formes, sans forme terrestre

C. lenisulca : pollinisation hyp-hydrophile par contact (forme submergée) ; principalement hyp-hydrophile par contact mais parfois contact aérien sur la forme à rosettes.

C. lusitanica : pollinisation hyp-hydrophile par contact ; possibilité de cléistogamie de 2e ordre, donc sans contact (forme submergée). En cas de formation de rosettes : principalement par contact, hyp-hydrophile et aérienne ; possibilité de pollinisation aérienne sans contact et d'ep-hydrophilie.

C. mathezii : pollinisation aérienne sans contact (forme à rosettes, quasi dioïque).

Espèces terrestres

C. deflexa, *C. peploides*, *C. sonderi*, *C. terrestris* : pollinisation aérienne par contact.

Espèces submergées

C. fassettii et *C. pulchra* : pollinisation hyp-hydrophile, mais nous n'en connaissons pas les détails.

C. hermaphroditica : fort probablement pollinisation hyp-hydrophile sans contact en « espace clos » (cléistogamie de 2e ordre).

C. truncata subsp. *occidentalis* : pollinisation hyp-hydrophile sans contact, sans « espace clos ».

Remerciements : J'exprime ma vive gratitude à B. Moleswort-Allen, guide enthousiaste et infatigable sur le terrain ; c'est grâce à sa connaissance parfaite des localités de *Callitriche*, souvent très isolées et quasi inaccessibles, que j'ai pu entreprendre ce travail. Je remercie très vivement : le Pr. J.-F. Leroy (Laboratoire de Phanérogamie, Paris) qui a manifesté beaucoup d'intérêt pour ce travail ; G. Chypre qui a soigneusement reproduit mes dessins ; M. Cha-

LOPIN et N. D'AMICO qui ont effectué avec beaucoup de soin les préparations des anthères ; le Pr. C. VAN DEN HOEK (Laboratoire de Systématique, Centre Biologique, Haren, Pays-Bas) pour l'accueil bienveillant qu'il m'a réservé dans cet Institut et pour l'intérêt qu'il a porté à cette étude ; le Dr. N. B. M. BRANTJES dont les suggestions m'ont été très précieuses ; le Dr. Ch. H. ANDREAS pour sa collaboration sur le terrain et la dactylographie de ce texte ; A. HUIZENGA pour son aide technique. Les recherches sur le terrain ont pu être menées à bien grâce à deux subventions accordées par le CNRS au Laboratoire associé 218.

BIBLIOGRAPHIE

ARBER, A., 1920. — *Waterplants — A study of Aquatic Angiosperms*, Cambridge. (Reprint *in* CRAMER, J. 1963).

BALFOUR, I. B., 1879. — On the genus Halophila. *Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 13 : 290-343.

CLAPHAM, A. R., TUTIN, T. G. & WARBURG, E. F., 1962. — *Flora of the British Isles*, Ed. 2, Cambridge.

CRAMER, J., 1963. — Historiæ naturalis Classica 23, New York.

CRANWELL, L., 1942. — New Zealand Pollenstudies. I. *Rec. Auckland Inst. and Mus.* 2 : 280-308.

DAUMANN, E., 1963. — Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von Potamogeton. *Preslia* 35 : 23-30.

DAUMANN, E., 1970. — Zur Frage nach der Bestäubung durch Regen (Ombrogamie). *Preslia* 42 : 220-224.

DE COCK, A. W. A. M., 1980. — *Flowering Biology of the Seagrass Zostera marina L.* Thèse, Université Nijmegen (Pays-Bas).

DELPINO, F., 1870. — Ulteriori osservazione sulla dicogamia nel regno vegetale. Capo secondo, I, II. *Atti Soc. ital. sci. nat.* 13 : 167-187.

DELPINO, F. & ASCHERSON, P., 1871. — Frederico Delpino's Eintheilung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befruchtung und Bemerkungen über die Befruchtungsvorgänge bei Wasserpflanzen. *Bot. Zeitung (Berlin)* 29 : 443-445 ; 447-459 ; 463-467.

DEN HARTOG, C., 1957. — Hydrocharitaceæ. *Flora Malesiana*, ser. I, 5 (4) : 381-413.

DEN HARTOG, C., 1970. — *The Seagrasses of the World*, Amsterdam, London.

DUCKER, S. C. & KNOX, R. B., 1976. — Submarine pollination in seagrasses. *Nature* 263 : 705-706.

DUCKER, S. C., PETTITT, J. M. & KNOX, R. B., 1978. — Biology of Australian seagrasses : pollen development and submarine pollination in Amphibolis antarctica and Thalassodendron ciliatum (Cymodoceaceæ). *Austr. J. Bot.* 26 : 265-285.

EISIKOWITCH, D. & WOODELL, S. R. J., 1975. — The effect of water on pollen germination in two species of Primula. *Evolution* 28 : 692-694.

ERDTMAN, G., 1966. — *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms*, New York, London.

ERNST-SCHWARZENBACH, M., 1945. — Zur Blütenbiologie einiger Hydrocharitaceen. *Ber. schweiz. Bot. Ges.* 55 : 33-69.

ERNST-SCHWARZENBACH, M., 1951. — Die Ursachen der verminderten Fertilität von Elodea-Arten. *Planta* 39 : 542-570.

ERNST-SCHWARZENBACH, M., 1956. — Kleistogamie und Antherenbau in der Hydrocharitaceengattung Ottelia. *Phytomorphologia* 6 : 296-312.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L., 1979. — *The principles of pollination ecology*, Toronto.

Gilissen, L. J. W. & Brantjes, N. B. M., 1978. — Pollen coat and fertilization. *Acta Bot. Neerl.* 27 : 205-212.

Hagerup, O., 1950. — Rain-pollination. *Kgl. danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 18 : 5.

Hedberg, I. & Hedberg, O., 1977. — Chromosome numbers of afroalpine and afromontane Angiosperms. *Bot. Notiser* 130 : 1-24.

Hegelmaier, F., 1864. — *Monographie der Gattung Callitriche*, Stuttgart.

Hegelmaier, F., 1867. — Zur Systematik von Callitriche. *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 9 : 1-41.

Jönsson, B., 1883-1884. — Om befruktningen hos slägtet Naias samt hos Callitriche autumnalis. *Lunds Univ. Arsskrift* 20 : 1-26.

Jörgensen, C. A., 1923. — Studies on Callitrichaceæ. *Bot. Tidsskrift* 38 : 81-216.

Pettitt, J. M., 1980. — Reproduction in Seagrasses : Nature of the Pollen and receptive surface of the stigma in the Hydrocharitaceæ. *Ann. Bot.* 45 : 257-271.

Pettitt, J. M., Ducker, S. C. & Knox, R. B., 1981. — La pollinisation sous-marine. *Pour la Science* 43 : 90-98.

Pettitt, J. M. & Jermy, A. C., 1975. — Pollen in hydrophilous Angiosperms. *Micron* 5 : 377-405.

Proctor, M. C. F. & Yeo, P., 1975. — *The pollination of flowers*, London.

Rechinger, K. H., 1976. — *Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge.* Lfg. 118 : 1-6 ; 4 pl.

Savidge, J. P., 1959. — An interspecific hybrid in European Callitriche. *Proc. Bot. Soc. Brit. Isles* 3 : 335.

Schenck, H., 1885. — Die Biologie der Wassergewächse. *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinlande, Westfalens u. Reg.-Bezirks Osnabrück* 42 (Folge V, Jahrg. 2) : 217-380.

Schotsman, H. D., 1954. — A taxonomic spectrum of the section Eu-Callitriche in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 3 : 313-385.

Schotsman, H. D., 1958. — Beitrag zur Kenntnis der Callitriche-Arten in Bayern. *Ber. bayer. Bot. Ges.* 32 : 128-140.

Schotsman, H. D., 1961*a*. — Notes on some portuguese species of Callitriche. *Bol. Soc. Brot.*, ser. 2, 35 : 95-127.

Schotsman, H. D., 1961*b*. — Contribution à l'étude des Callitriche du Canton de Neuchâtel. *Bull. Soc. Neuchât. Sc. nat.* 84 : 89-101.

Schotsman, H. D., 1965. — Note sur Callitriche cribrosa Schotsm. nov. spec. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 5 : 317-329.

Schotsman, H. D., 1966. — Note sur Callitriche fassettii Schotsm. nov. spec. *Acta Bot. Neerl*, 15 : 477-483.

Schotsman, H. D., 1967*a*. — *Les Callitriches — Espèces de France et Taxa nouveaux d'Europe*, Paris.

Schotsman, H. D., 1967*b*. — Notes sur Elatine alsinastrum L. I. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 6 : 739-747.

Schotsman, H. D., 1968. — Le nombre chromosomique de Callitriche cribrosa Schotsm. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 7 : 87-88.

Schotsman, H. D., 1971*a*. — Étude sur les Callitriches du Maroc. Quelques nouvelles observations sur C. cribrosa Schotsm. *Bull. Sc. Nat. Maroc* 51 : 157-166.

Schotsman, H. D., 1971*b*. — Clavaud. Sa vie — son œuvre. *Bull. Cent. Ètud. Rech. sci., Biarritz* 8 : 709-791.

Schotsman, H. D., 1976. — *Callitrichaceæ*. Voir : Rechinger, K. H.

Schotsman, H. D., 1977. — Callitriches de la région méditerranéenne. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 11 : 241-312.

Schotsman, H. D., 1982. — *L'hybridation chez les Callitriches.* Colloque « Hybridation et Systématique ». Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris.

Schotsman, H. D. & Andreas, Ch. H., 1974. — Callitriche lenisulca Clav., espèce méconnue. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 10 : 285-317.

Schotsman, H. D. & Bosserdet, P., 1966. — Notes sur Elatine brochoni Clav. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 6 : 261-267.

Schotsman, H. D. & Haldimann, G., 1981. — Callitriches inédites du Jura français — C. cophocarpa Sendtn., C. platycarpa Kütz. et l'hybride dans la partie septentrionale. *Bull. Soc. Neuchât. Sc. nat.* 104 : 131-143.

Sculthorpe, C. D., 1967. — *The Biology of aquatic vascular plants*, London.

Staedtler, G., 1923. — Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand. *Flora*, N. F. 16 : 85-108.

Strassburger, E., 1902. — Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. *Jahrb. wiss. Bot.* 37 : 477-526.

Takhtajan, A., 1959. — *Die Evolution der Angiospermen*, Jena.

Van Campo-Duplan, M., 1951. — Remarques sur les grains de pollen de quelques plantes aquatiques. *Bull. Soc. Bot. Nord France* 4 : 36-39.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 161-176.

Note sur le stipe hypogé du *Raphia regalis* Becc. (*Arecaceæ-Lepidocarynæ*)

H. Jacques-Félix, R. Letouzey & B. Satabié
(avec la collaboration technique de M. Chalopin)

Résumé : Ce grand palmier des sous-bois de forêt dense humide d'Afrique centrale, monoaxial, monocarpique et en apparence acaule, présente en réalité un stipe hypogé géopète, accolé à la touffe de palmes, le tout enveloppé par les gaines foliaires, ce stipe pouvant s'enfoncer à 2-3 m de profondeur. Le développement embryologique et blastogénique est étudié et comparé à celui d'autres Palmiers, mettant en évidence une germination admotive et l'existence d'un stipe-rhizome pour le *Raphia regalis* ; le débat s'ouvre sur la nécessité de reprendre dans son ensemble le problème de la germination des Arecaceae en se basant sur la conception du protocorme. Les rapprochements morphologiques possibles avec des espèces sud-américaines sont soulignés mais aussi les contradictions dans le domaine écologique entre ces différents Palmiers, ce qui laisse dans le doute quant au déterminisme profond de ce phénomène morphologique dans le cas du *Raphia regalis* et des *Arecaceæ* en général.

Summary : This large, monoaxial, monocarpic and obviously stemless palm-tree has its habitat in the undergrowth of the Central African rain forest. It is provided with an hypogaeous stipe. The latter is geopetal and directly connected with the fronds and the whole is surrounded by leaf sheaths. The stipe might descend to a depth of 2 to 3 meters. The embryological and blastogenic development is studied and compared with the ones of other palms, suggesting an admotivous germination and the existence of a stipe-rhizome in *Raphia regalis*. The discussion lays stress on the necessity of reconsidering completely the problem of the germination in *Arecaceæ* with the concept of the protocorm in mind. Possible comparisons on a morphological basis with some South American species are emphasized as well as ecological discrepancies between these taxa. As a result, doubts remain as to the importance of the morphological feature under discussion, in the case of *Raphia regalis* as well as in *Arecaceæ* in general.

Henri Jacques-Félix, René Letouzey et Monique Chalopin, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Benoît Satabié, Herbier National du Cameroun, BP 1601, Yaoundé, Cameroun.

Dans une publication récente concernant diverses observations phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun (Letouzey, 1978), il est écrit que *Raphia regalis* « ne pose guère de problèmes »... ! Grave erreur était cette assertion, non sur le plan taxonomique mais sur les plans morphologique et biologique.

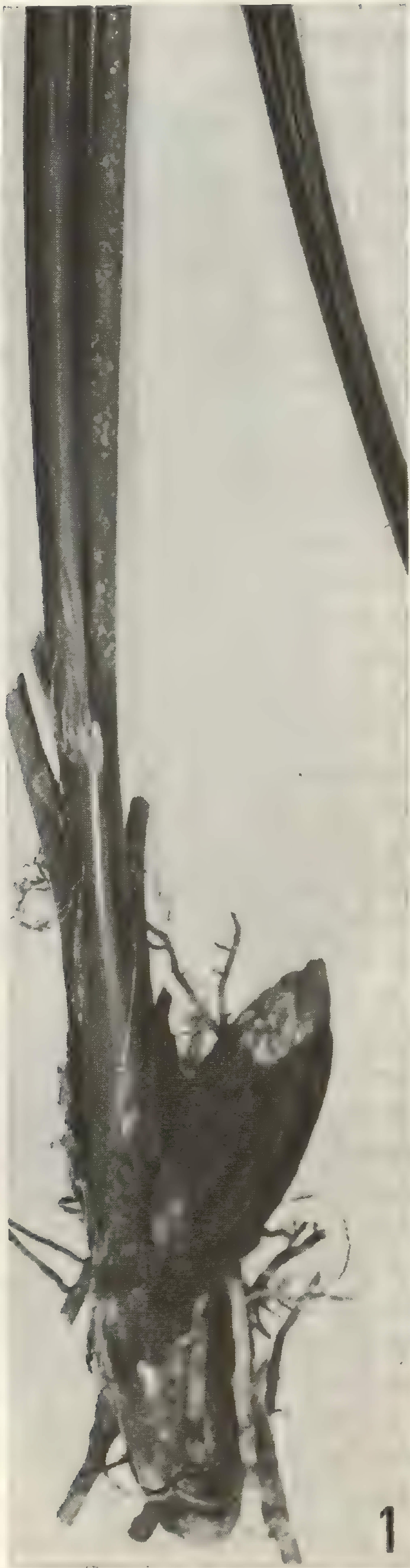
MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE

Comme d'autres observateurs en forêt dense humide d'Afrique centrale (Nigeria du Sud-Est, Cameroun, Guinée équatoriale, Gabon, Congo, Cabinda), nous étions habitués à côtoyer ce magnifique palmier — acaule au-dessus du sol — de sous-bois sur sol sec en général argileux, tout à fait exceptionnellement rencontré sur terrains marécageux (un seul pied isolé pour une cinquantaine de stations camerounaises). L'espèce est facile à reconnaître et bien délimitée systématiquement (avec pour synonyme possible *Raphia insignis* Burret, d'Angola, *fide* Otedoh, 1975) ; ce palmier forme des taches en plusieurs endroits des forêts camerounaises et gabonaises en particulier, de type toujours verte ou semi-caducifoliée, souvent sur pentes et sommets de collines ne dépassant pas 850 m, aussi sur terrains plats çà et là ; au Cameroun il ne descend guère au-dessous de 500 m, sur les sols sablonneux de la forêt littorale ; il existe cependant vers 200 m dans la région sédimentaire de Mamfe. Pour ce territoire, l'un de nous a publié (R. L., 1978, pl. 11) la carte de près d'une cinquantaine de stations reconnues par lui.

Otedoh (1974, p. 42) avait signalé que ce palmier, considéré comme acaule au-dessus du sol, avait cependant « a straight short underground stem » atteignant, contrairement à l'opinion courante, « 2 to 3 ft. long ». Nous-mêmes, comme beaucoup d'autres botanistes semble-t-il (Mildbraed, 1922 ; Russell, 1968 ; Hoff & Florence, 1975-77 ;...) avions négligé les parties souterraines de la plante, jusqu'en février 1979 quand, incidemment, nous avons déterré de jeunes plants, puis des individus plus âgés, dans la région de Lolodorf au Cameroun ; nos recherches ont ensuite été effectuées dans la région voisine de Yaoundé, cette fois sur des individus dont les palmes atteignaient près de 20 m de hauteur au-dessus du sol, les individus mesurant entre 15 et 20 m n'étant nullement exceptionnels pour cette espèce.

Nous avons eu également l'occasion, plus rare cependant, de rencontrer des palmes mesurant 30 m de hauteur depuis le sol, avec base du rachis de 6-8 m. Le nombre de pennes est couramment de 150 à 200 paires et les pennes elles-mêmes ont jusqu'à 2 m de longueur et 8 cm de largeur. Chaque touffe groupe 6-12 palmes développées, coexistant simultanément, rectilignes sauf en extrémité et seulement un peu inclinées vers l'extérieur, l'ensemble simulant de profil un V assez refermé ; les rachis eux-mêmes ont de 10 à 15 cm de diamètre vers la base. Les infrutescences compactes, à nombreuses branches pendantes, s'élèvent verticalement au centre des touffes de palmes, jusqu'à 2-3 m et parfois 5-6 m au-dessus du sol ; elles pèsent sans doute plusieurs centaines de kilogrammes et il n'est pas encore établi si leur développement se fait en une seule année, ou en plusieurs. Les fruits écailleux, à 9 orthostiches, sont d'un rouge foncé brunâtre, fusiformes, atteignant jusqu'à 8 × 3 cm ; ils ne contiennent qu'une seule graine, dressée, dont le funicule se situe un peu au-dessus de la base rostrée (Pl. 4, *1*).

A la suite de Otedoh (1974), nous pouvons confirmer que ce palmier est monoïque et monocarpique (hapaxanthique) ; après la mort des individus (vers quel âge ?) nous constatons que ceux-ci se décomposent, peut-être lentement ; il resterait alors dans le sol des trous de grandes dimensions, atteignant jusqu'à 2 ou 3 m de profondeur mais, dans la plupart des cas, les termites entrent rapidement en action et le trou est ainsi comblé





Pl. 1. — **1**, plantule du **Raphia regalis** Becc. avec graine, appareil hypogé et touffe de palmes ; **2**, coupe de l'appareil hypogé d'un jeune plant de **Raphia regalis** Becc. (sur la droite de l'appareil, le stipe géopète).

de terre argileuse remaniée et de débris végétaux, la trace de l'emplacement du palmier ne se manifestant plus alors que par quelques boursouflures de la surface du sol.

C'est aussi à cet endroit que se rencontrent, enterrés, bon nombre de fruits mais les plus superficiels paraissent seuls en mesure de germer. Plus à l'écart des anciennes touffes, les fruits germant ne se trouvent aussi qu'à très faible profondeur sous la litière superficielle. Durée et conditions de germination demeurent à ce jour totalement inconnues et l'expérimentation en ce domaine est restée décevante, sans que l'hypothèse de l'intervention de champignons facilitant la germination ne soit à exclure ; aucun mycélium n'a cependant été rencontré *in vivo* ou sur les coupes anatomiques pratiquées au niveau de l'embryon.

Grâce à la récolte de fruits à différents stades de germination, ainsi que de plantules plus ou moins développées, l'un de nous (H. J.-F.) a pu étudier l'embryologie et la blastogénie particulières de cette espèce, sujet abordé ci-après.

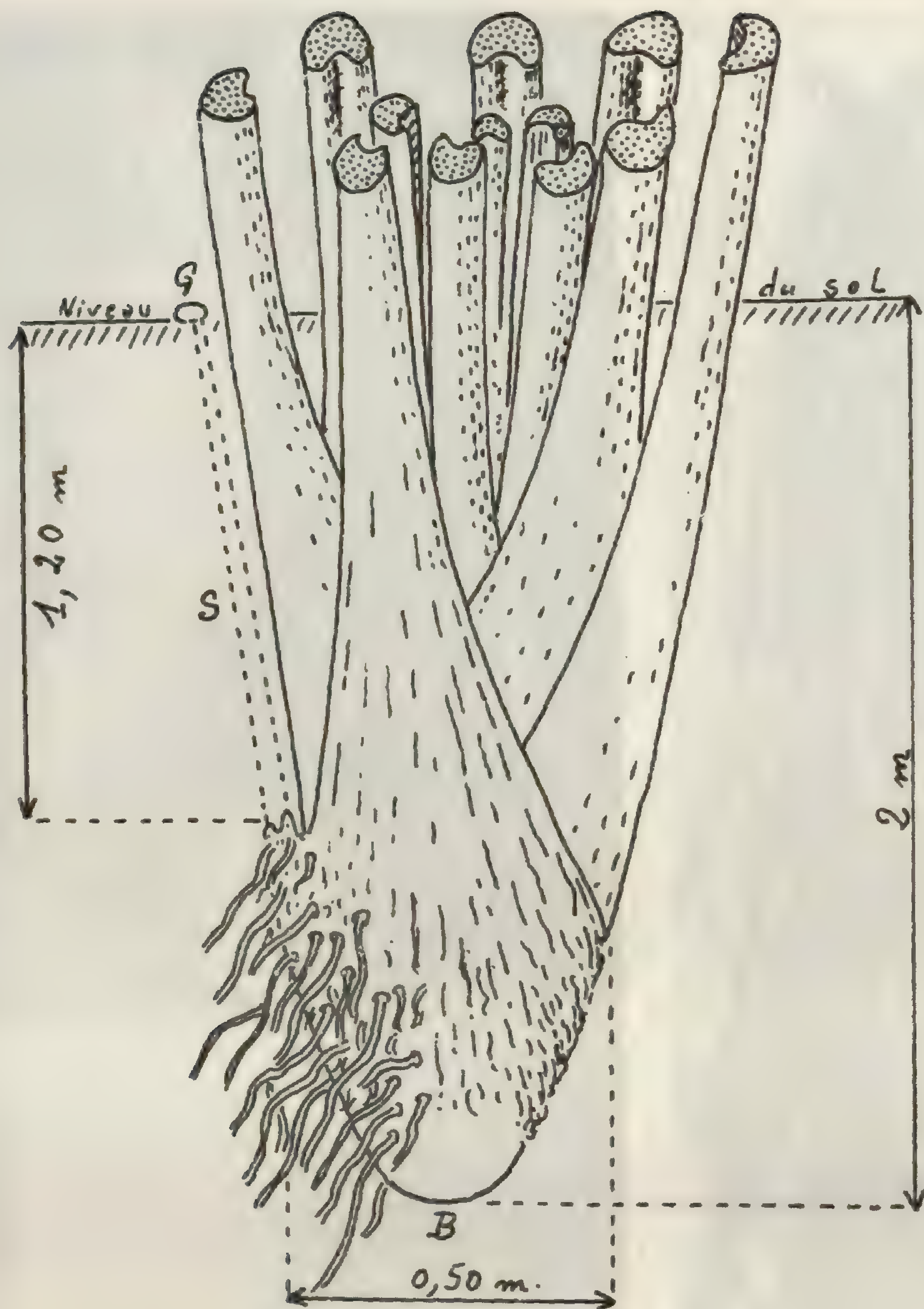
C'est à partir de la graine germant qu'apparaît toute l'originalité du *Raphia regalis* car le stipe émanant de la graine s'enfonce verticalement dans le sol, tête en bas ; à son extrémité un coude abrupt (et non une crosse plus ou moins ouverte comme chez d'autres Palmiers) permet à la touffe de palmes de se dresser au contraire vers le haut et hors du sol, stipe et touffe de palmes restant parfaitement contigus et entourés par un étroit fourreau cylindrique de gaines foliaires protégeant méristème apical et palmes naissantes (Pl. 1, *1*). L'extrémité du stipe, englobant ce méristème apical, est en réalité renforcée par l'épaississement d'une gaine foliaire qui constitue un « bouclier » de teinte rose ; dans le jeune âge de la plante, quelque temps après la germination, il s'agit non plus de la gaine externe mais rapidement de l'avant-dernière gaine car l'externe s'ouvre vers le bas en se déchirant, sous la poussée élongatrice du stipe ; cette disposition se retrouve ultérieurement avec les gaines successivement formées (Pl. 2, *1*). Le fourreau protecteur se maintient pendant toute la vie de la plante mais il s'évase largement lorsque la touffe de palmes s'épaissit et vieillit, la portion proximale du stipe se désagrégeant pendant ce temps.

De par cette disposition, les racines adventives qui émanent du stipe perforent les gaines et, chez les jeunes palmiers, ces racines relativement courtes se dirigent obliquement à 45° vers le bas, assurant certainement un ancrage favorable à la pénétration géopète du stipe ; ces racines ne se développent extérieurement, le stipe étant accolé à la touffe de palmes, que latéralement par rapport au stipe et à l'opposé de la touffe de feuilles ; le système racinaire du *Raphia regalis* est donc plutôt médiocre et dissymétrique (Pl. 2, *2*).

Cette espèce est aussi remarquable par la rapidité et l'importance de cette élongation souterraine : pour un jeune sujet à palmes de 2 m de hauteur seulement, la pointe de l'appareil souterrain se trouve déjà à 20 cm au-dessous de la surface du sol (Pl. 1, *2* ; 2, *2*) ; pour un raphia à palmes de 6 m, la profondeur de la partie hypogée atteint 80 cm. L'un de nous (B. S.) a pu « s'attaquer » à un palmier dont la longueur totale des feuilles atteignait 16,5 m au-dessus du sol, les rachis provenant d'une profondeur de près de 2 m portaient ainsi la longueur réelle des palmes à plus de 18 m ; la base, largement arrondie de l'organe souterrain et formant toujours « bouclier » de teinte rose, se situait alors à 2 m au-dessous de la surface du sol, la partie souterraine mesurant elle-même un peu plus de 50 cm de diamètre au niveau du départ visible des premières palmes ; le stipe, garni de racines, désagrégé en extrémité, mesurait encore 80 cm de hauteur et cette extrémité se situait ainsi à 1,2 m sous la surface du sol (Pl. 3). L'existence possible de trous de 2 m de profondeur mentionnée ci-dessus se trouve donc confirmée, profondeur que l'on peut certainement porter à 3 m



Pl. 2. — Appareil hypogé d'un jeune **Raphia regalis** Becc. s'enfonçant de 20-30 cm dans le sol : **1**, vue extérieure (en bas le « bouclier » formé par l'avant-dernière gaine foliaire ; X : niveau du sol et point de départ du stipe-géopète) ; **2**, coupe frontale de l'appareil hypogé.



Pl. 3. — Schéma de l'appareil hypogé d'un **Raphia regalis** Becc. à palmes de 16,5 m de hauteur au-dessus du sol.

pour les plus grands palmiers. Il est intéressant de noter que, dans le cas du *Raphia regalis*, le stipe ne se recourbe pas en crosse, en aucune manière, pour devenir alors géofuge ; cette courbure existe au contraire chez certains Palmiers sud-américains, comme on le verra ci-après, et le port en « saxophone » de Tomlinson (1979) concernant ces Palmiers n'est pas strictement superposable au cas du *Raphia regalis*.

Une conclusion intéressante de cette étude, mais à l'heure actuelle inexplicable peut-



Pl. 4. — Germination et plantules du **Raphia regalis** Becc. : **1**, graine fraîche, avec ses deux téguments ; **2**, début de germination, le tégument séminal externe est détruit ; **3**, plantule de 4 feuilles avec début de croissance géopète ; **4** et **4 bis**, plante de 7 feuilles, avec coupe schématique, une gaine a été hachurée ; **5**, schéma montrant comment les gaines sont déformées ; **6**, plante « anormalement » géofuge, avec entrenœuds longs et cataphylles ; **7**, plante géofuge, puis ayant repris sa croissance géopète, après production d'une feuille laminée ; **8**, schéma de deux types d'ancrage profond : *a*, **Raphia regalis**, germination admotive, pousse végétative géopète ; *b*, **Borassus æthiopum**, germination rémotive (embryon en noir, pousse végétative hachurée). Tout × 2/3, sauf les schémas hors échelle.

il être dit dès à présent, est que la touffe de palmes, au long de sa vie, s'enfonce dans le sol et ce jusqu'à 2 ou 3 m de profondeur ; l'étude embryologique et blastogénique détaillée ci-après montre le point de départ de ce phénomène. En fait, l'enterrage d'une partie des appareils végétatifs de Monocotylédones est quand même une chose courante : rhizomes, bulbes, etc... Ce qui est ici remarquable c'est que cette forme d'organe hypogé soit présentée par une plante longévive, monoaxiale et monocarpique et que l'enfoncement du stipe soit rigoureusement géopète.

EMBRYOLOGIE ET BLASTOGÉNIE

Les recherches embryogéniques sont fort en retard pour l'ensemble des Palmiers. Citons celle de Guignard (1961), sur *Chamærops humilis* L. (doum méditerranéen) ; celle de Haccius & Philip (1979) sur *Cocos nucifera* L. (cocotier), à laquelle nous renvoyons pour la bibliographie.

Par contre, la morphologie des embryons à maturité, et les modes de germination des Palmiers, ont suscité très tôt l'intérêt des premiers botanistes, parmi lesquels il faut citer Camerarius qui, dès 1588, donnait déjà une excellente figure de la germination du *Phœnix dactylifera* L. (dattier), Mirbel (1809), H. v. Mohl *in* de Martius (Historia naturalis Palmarum, 1823-1850), Karsten (1856) dont la typologie des germinations est toujours valable. Gatin (1906), à qui nous renvoyons pour l'historique de ces premières recherches, a réalisé lui-même une étude d'ensemble, restée classique, car les études postérieures sont peu nombreuses et partielles. En ce qui concerne le genre *Raphia* P. Beauv., il n'a fait qu'une observation sommaire sur le *Raphia ruffia* Mart.

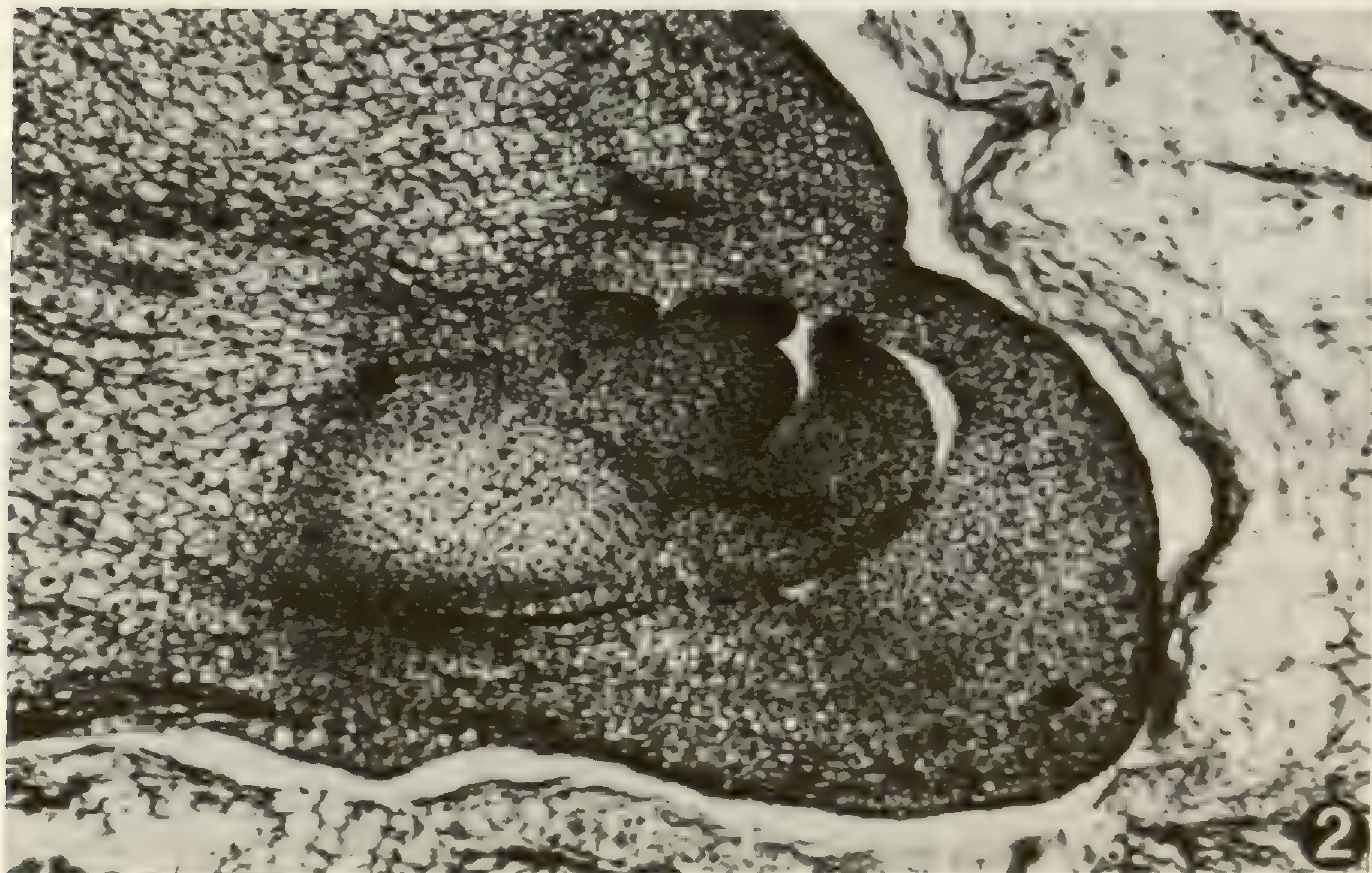
Embryon

Précisons tout d'abord que, selon une conception présentée en 1957, et renouvelée dans ce Bulletin (Jacques-Félix, 1982), l'embryon des Monocotylédones est un protocorme acotylé et ramifié. Nous ne parlerons donc ici, ni de cotylédon, ni de gaine, pétiole, fente, ou ligule cotylédonaires.

L'embryon du *Raphia regalis* se situe sensiblement au niveau et dans le plan équatorial de la graine. Il est facile à localiser, tant par les traces du raphé que par celle du micropyle (Pl. 4, *1*). Cette position, alors que l'ovule est anatrope, s'explique par une croissance plus active de la région proximale de la graine, ce qui est assez fréquent chez les Palmiers. Il forme un corps ogival, dont la longueur (3 mm) n'excède guère le diamètre (2 mm). Sa base radiculaire est légèrement concave, avec un mucron central qui est la trace du suspenseur. Il est séparé du tégument séminal par un opercule de 1 mm d'épaisseur. L'axilla, où se trouve logé le bourgeon, fait face au côté proximal de la graine, du moins d'après nos quelques extractions.

En coupe sagittale, un embryon, un peu avant maturité, montre qu'il a déjà acquis son diamètre définitif (2 mm) à la base, tandis que son axe n'atteint encore que le tiers de sa hauteur normale ; l'aspect général est celui d'un cône surbaissé (Pl. 5, *1*). Cette forme de croissance correspond à une différenciation précoce des organes subordonnés : bourgeon





Pl. 5. — Embryon du **Raphia regalis** Becc. : **1**, embryon immature à différenciation précoce, les deux constrictions correspondent, peut-être, au niveau d'émergence hors de la graine ; on remarque le suspenseur et les faisceaux procambiaux, × 34 ; **2**, détail du bourgeon et de sa propre racine, le primordium de la première feuille est déjà circulaire, × 88.

et racine. Cependant, les faisceaux procambiaux de la tigelle haustoriale sont également visibles. Dès ce stade, le bourgeon montre l'ébauche de deux feuilles, dont la première est déjà circulaire. Quant à la racine, il est évident : 1) qu'elle est endogène, et n'est d'aucune manière la radicule du protocorme ; 2) qu'elle est manifestement en rapport avec le bourgeon (Pl. 5, *2*).

Cet embryon s'assortit donc au type général, décrit par Gatin (1906) sur *Archontophœnix*, et auquel se rapportent également *Elæis guineensis* Jacq. (Vallade, 1966*a* & *b*) et *Cocos nucifera* L. (Haccius & Philip, 1979).

Un embryon à complet développement ne montre pas de nouveaux caractères : les feuilles du bourgeon, et la tigelle haustoriale, sont seulement plus développées. Même à ce stade, on ne reconnaît pas encore l'ébauche de la racine axiale qui est généralement la deuxième à apparaître lors de la germination.

Germination et plantule

La diaspore n'oppose aucune difficulté mécanique à la germination : les écailles crustacées du péricarpe se défont facilement à l'humidité ; le mésocarpe, de 5 mm environ d'épaisseur, est pulpeux ; l'endocarpe est papyracé. Même le tégument séminal externe se désagrège facilement, laissant la graine avec un seul tégument crustacé, qui porte en creux les empreintes de la vascularisation, et dont les ruminations radiales pénètrent profondément l'albumen (Pl. 4, *7*).

Germination

Dès que la base radiculaire a extrait le bourgeon, elle s'épaissit en appressorium, en ce même temps que la partie haustoriale interne s'accroît, de sorte que l'embryon se trouve étroitement rivé à la paroi séminale (Pl. 4, *2*). Ainsi fixé, il ne s'allonge plus ; il émet une racine précoce (celle que nous avons reconnue sur l'embryon) ; l'axilla s'entrouve en forme de coupe, livre passage à la première feuille, puis ses marges s'allongent encore un peu et s'amincissent pour former la préfeuille (Pl. 4, *3*). Une deuxième racine, plus robuste, naît ensuite dans l'axe de la base radiculaire.

Ancrage profond du *Raphia regalis*

A cette première étape de la germination, la pousse feuillée offre un tropisme normal. Cependant, peu après, dans les conditions habituelles, elle présente une gibbosité basale que recouvre la première cataphylle en forme de sac (Pl. 4, *3*). Une coupe sagittale d'une plantule plus âgée (Pl. 1, *2* ; 4, *4*, *4 bis*) nous fait comprendre que la croissance de la tige est franchement géopète et que son apex se situe dans la gibbosité. Cependant, cet apex étant un peu crochu, les ébauches foliaires, et les feuilles elles-mêmes, sont dressées (Pl. 4, *5*). Sous la pression du stipe, qui s'épaissit à chaque émission foliaire, les gaines turgescentes se distendent et se déforment plus ou moins selon leur position sur la tige, où leur attache forme une ligne hélicoïdale ; elles enveloppent constamment les deux parties à contresens de la plante : stipe géopète, rachis foliaires géofuges, ce qui fait croire qu'il y a soudure. Puis, les plus anciennes se fendent et dénudent plus ou moins la face externe du stipe.

C'est sur cette face que se forment la presque totalité des racines adventives qui s'enfoncent obliquement dans le sol (Pl. 2, *1*). Ce processus se poursuit jusqu'aux profondeurs et dimensions indiquées plus haut.

Anomalies

Sous l'effet de conditions que nous ne connaissons pas, certaines plantules (Pl. 4, *6*) sont géofuges, ont des entrenœuds longs, n'ont pas de feuilles différenciées, ni d'autres racines que celles de l'embryon. Il est certain que, sous peine de dépérir, elles doivent assurer leur ancrage, comme celle que nous figurons (Pl. 4, *7*), dont la croissance géopète reprend après *formation d'une feuille laminée.*

Caractères anatomiques du cône végétatif

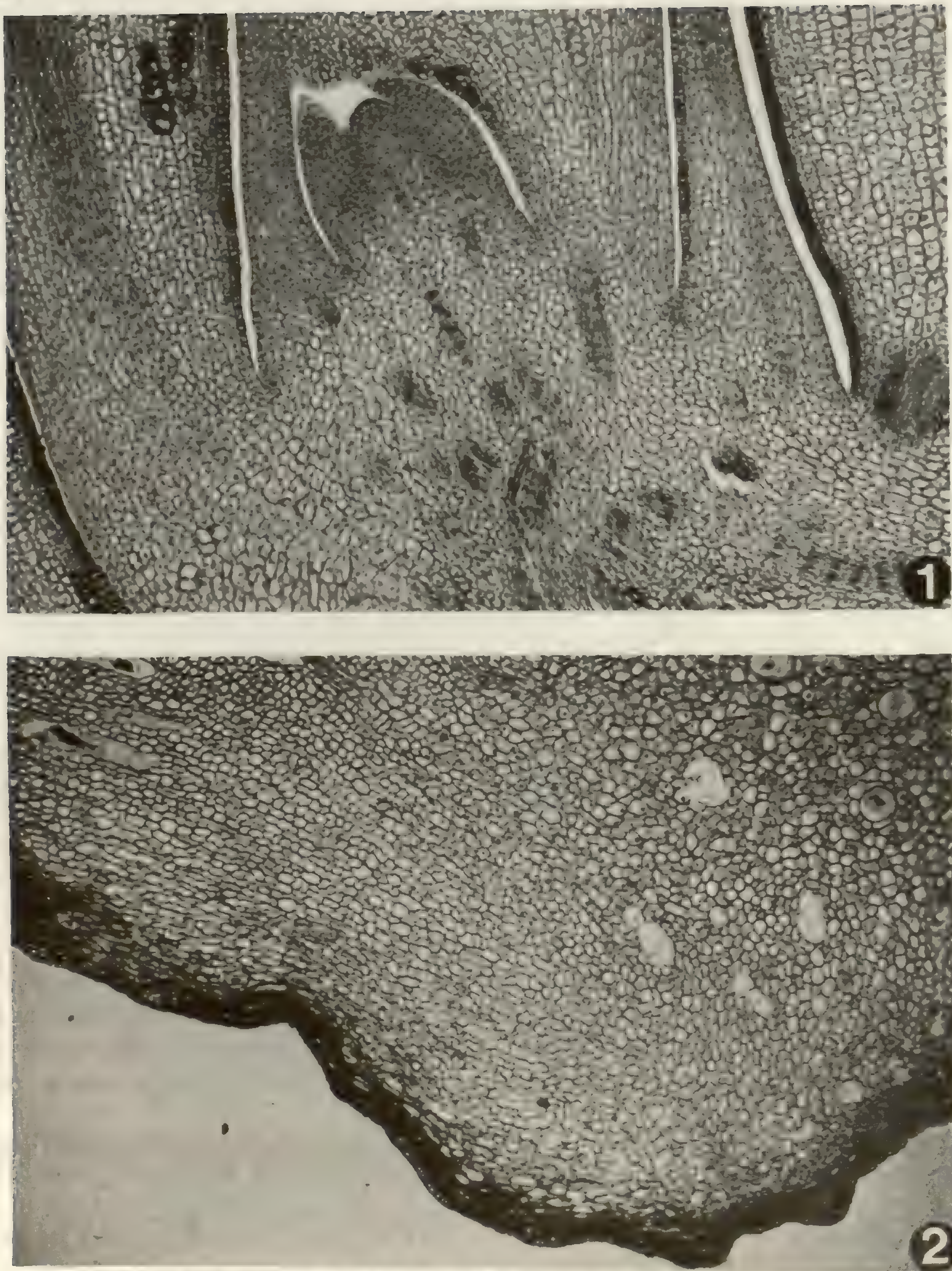
Cet examen permet de constater, mais non d'expliquer, comment une même auxine agit de façon inverse, sur les feuilles d'une part, sur le stipe d'autre part, en maintenant une constante courbure de croissance. En effet, le point végétatif, bien que tourné vers le haut, se trouve entraîné, à reculons, vers le bas, avec l'allongement du stipe, auquel il fournit cependant le matériel cellulaire. On peut rapprocher cette particularité de celle des bulbes et rhizomes qui « corrigent » leur profondeur par une courbure temporaire.

Ce sont apparemment les feuilles qui jouent le rôle essentiel dans le déterminisme et la réalisation des tropismes. En effet, en ce qui concerne le déterminisme, nous avons noté une relation, que nous pouvons supposer de cause à effet, entre le manque de feuilles fonctionnelles et le tropisme aberrant de certaines plantules (Pl. 4, *6*), Quant à la croissance dissymétrique, qui assure la courbure, elle est due aux allongements sectoriels inégaux des bases foliaires, dont on connaît l'importance dans l'édification des tiges chez les Monocotylédones. Du côté interne, les cellules se divisent et s'allongent peu, de sorte que la base foliaire ne détermine pas d'allongement notable du stipe, auquel elle est immédiatement connectée par ses faisceaux vasculaires. Par contre, les secteurs foliaires externes manifestent une activité méristématique qui commence sur les plus jeunes feuilles (Pl. 6, *1*). Par la suite l'allongement cellulaire se poursuit sur les feuilles qui se dégagent des gaines précédentes, et finissent par former le sac qui enveloppe la partie pénétrante de la plante. Sur notre figure (Pl. 6, *2*) il est facile de reconnaître la contribution foliaire à la formation du parenchyme turgescent, tardivement vascularisé, qui entre dans la constitution du stipe.

Ce mode de croissance des gaines foliaires nous fait comprendre que la plante ne pénètre pas dans le sol à la façon d'un coin, comme une racine, mais à la façon d'une excavatrice, ce qui provoque l'écrasement de quelques assises cellulaires (Pl. 6, *2*).

Discussion

Gatin (1906) avait déjà fait cette remarque que la germination des Palmiers se fait en deux étapes : extraction de la base radiculaire et de son bourgeon ; puis germination proprement dite. La germination du *Raphia regalis* Becc., telle que nous l'avons décrite, est admotive, ce qui signifie, selon la définition de L. C. Richard (1811), que le bourgeon



Pl. 6. — Pousse végétative (plantule de 4 feuilles) du **Raphia regalis** Becc., le côté externe est à gauche : **1**, point végétatif ; on remarque à gauche, à partir de la feuille la plus récente, l'éventail des cellules méristématiques ; **2**. tissu folio-caulinaire formant le coude de la plante ; la croissance est plus active à gauche ; cellules sous-épidermiques écrasées ; les grandes cellules claires contiennent des raphides, × 88.

se développe aussitôt, sans allongement de l'embryon, ce en quoi elle diffère de la germination rémotive, dont nous reparlerons. Le déroulement de cette germination admotive est identique chez de nombreuses espèces : *Archontophœnix* et autres (Gatin, 1906) ; *Elæis guineensis* (palmier à huile) (Vallade, 1966*b*) ; etc. C'est-à-dire que l'apparition des racines séminales se fait dans l'ordre que nous avons indiqué. Par la suite, il peut se former encore quelques racines temporaires sur l'embryon, mais ce sont essentiellement celles de la pousse végétative qui constituent l'appareil racinaire, comme cela est de règle chez les Monocotylédones. Pour Gatin (1906), il s'agit d'un embryon « courbe » ; la première racine émise est qualifiée de « radicule » ; la seconde « jouant le rôle de racine principale » est dite « latérale », car elle se forme latéralement à la précédente, bien qu'elle soit précisément axiale. Ce sont là des appréciations morphologiques, sans considération organographique, et notre interprétation est différente. Tout d'abord parce que nous concevons le corps même de l'embryon, ou axe primaire, comme un protocorme haustorial, dont la base même est la radicule. En conséquence : 1) le point végétatif n'est pas la gemmule axiale, mais le bourgeon d'un rameau, dont la préfeuille, plus ou moins bien individualisée, est la ligule ou ochréa des auteurs ; 2) les racines sont adventives, la première émise est celle du nœud préfoliaire, alors que la deuxième serait celle du protocorme, mais nous n'avons pas eu l'occasion d'en observer la genèse.

L'originalité du *Raphia regalis* ne tient donc pas au type d'embryon, ni à la germination elle-même, mais à son ancrage profond, ce qui le distingue des palmiers bien connus, comme le Cocotier et le Palmier à huile, par ex. ; puis au fait que cet ancrage est assuré par la pousse végétative, ce qui le distingue des palmiers à germination rémotive, comme *Borassus æthiopum* Mart. (rônier), par ex. Ce mode d'établissement n'a donc jamais été signalé en Afrique. Par contre, plusieurs espèces américaines présentent ce caractère, dont une espèce de *Sabal* décrite et figurée pour la première fois par Mohl *in* de Martius (1823-1850). Cette description originale a été reprise par plusieurs auteurs. Baillon, dans son Histoire des Plantes (1895), donne une bonne figure du *Sabal minor* Pers. (= *S. adansonii* Guerns) ; malheureusement, il renverse le sens du processus, et parle d'un système racinaire qui remonte vers la surface. Cette illustration a été reprise par Emberger (1960 : 1056). Rawitscher & Rachid (1946) donnent de bonnes descriptions et figures des Palmiers (*Acanthococos sp.*, *Attalea exigua* Drude) à souche profonde, qui croissent parmi des feuillus à xylopodes, dans les « Campos cerrados » du Brésil méridional. Trochain a repris ces illustrations (1980 : 316) [1]. Corner (1966) rassemble la documentation sur ces Palmiers qu'il suppose exclusivement américains. Enfin, Tomlinson (1979) utilise l'expression imagée de « saxophone » pour désigner le port de certains palmiers des genres *Rhopalostylis* Wend. & Drude, *Sabal* Adans. et *Syagrus* Mart., etc., dont le stipe reprend une croissance géofuge à une certaine profondeur.

En réalité, ces observations ne sont guère précises et peuvent concerner plusieurs modes de germination. Dans sa typologie, Karsten (1856) appelle stolon, la pousse végétative qui enterre la plantule, ou l'écarte de la graine ; il distingue le type « *Sabal* », dont l'enterrage se fait par un tel stolon (= *Raphia regalis*), du type « *Copernicia* », dont l'enterrage se fait par allongement de l'embryon (= *Phœnix* L.). Mais, selon les descriptions et

1. La figure 88 de l'ouvrage de Trochain comporte une erreur dans sa légende : Il faut lire « à gauche » pour *Attalea exigua* Drude et « à droite » pour *Acanthococos sp.*

figures de Gatin (1906 ; 1913), la germination du *Sabal palmetto* R. & S. (= *S. umbraculifera* Mart.) serait mixte ; elle commencerait « comme celle d'un *Phœnix* » et se poursuivrait par la croissance d'un stolon vers le bas. La germination de *Raphia regalis* serait donc un peu différente de celle des palmiers américains, au moins pour l'espèce citée par Gatin.

Une remarque est à faire à ce sujet. Il est probable que les deux types de germination, reconnus par L. C. Richard, sont surtout morphologiques, et ne correspondent pas toujours à des structures particulières. C'est-à-dire que des embryons du type *Raphia*, par ex., pourraient présenter variablement des germinations dites admotives ou rémotives, au gré d'un allongement plus ou moins important de la base radiculaire. Ce qui expliquerait que des espèces d'un même genre soient rangées dans l'un ou l'autre type ; ou bien encore qu'une même espèce, comme celle décrite par Gatin, puisse réaliser son ancrage par deux modes différents. Par contre, ce serait des embryons de structure particulière (celui du rônier, par ex.) qui auraient une germination typiquement rémotive, avec intervention nécessaire d'une racine tractile.

Certains observateurs ont pensé que la production préalable d'un stolon horizontal, avant ancrage, était caractéristique de quelques palmiers américains. En ce qui concerne le *Raphia regalis*, nous avons vu qu'il s'agissait d'un comportement accidentel.

Autres modes d'ancrage des Palmiers : germination rémotive

Deux Palmiers africains, présents au Cameroun, *Borassus æthiopum* Mart. et *Hyphæne thebaica* (L.) Mart. (doum tropical), respectivement des Domaines soudanien et sahélien, ont un mode d'ancrage bien différent de celui que nous venons de décrire.

Chez ces deux espèces, la germination est rémotive, c'est-à-dire que c'est l'embryon lui-même qui est tiré profondément dans le sol par une racine axiale, avant que ne commence l'activité du bourgeon. Dans les conditions de cette germination il n'y a pas de tropismes « anormaux », puisque c'est la base radiculaire de l'embryon qui est géopète, comme cela est normal, et que la pousse végétative, préalablement enterrée, est géofuge, comme cela est normal (Pl. 4, *8*).

Les différences morphologiques qui découlent de ces deux types de germination sont évidentes. Dans le cas du *Borassus*, polycarpique et à stipe aérien, l'embryon joue le rôle de plantoir ; après sa disparition, rien n'indique comment l'implantation profonde s'est faite. Quant au *Raphia regalis*, monocarpique et qualifié d'acaule, on peut dire que son stipe est un rhizome, dont l'allongement est probablement nécessaire à son épaississement.

Conclusions

Le mode d'ancrage du *Raphia regalis* est remarquable par l'autofonctionnement qui en autorise les performances. Il y a concomitance, dès le début, entre la croissance géopète du stipe et le maintien à la lumière des feuilles assimilatrices. C'est ce qui le distingue de celui du *Borassus æthiopum*, qui ne peut se réaliser que grâce aux réserves de la graine.

Nous ne pouvons que souligner la puissance du tropisme géopositif qui détermine l'incursion profonde du stipe du *Raphia regalis*, ou encore qui s'exerce successivement sur l'embryon, puis sur le stipe chez *Sabal palmetto* selon Gatin. Il semble enfin, d'après

les anomalies que nous avons signalées, que le facteur physiologique de ce tropisme soit parfois défaillant ou perturbé.

Malgré les bonnes études faites autrefois sur la germination des Palmiers, le sujet mériterait d'être repris, dans son ensemble, en se basant sur la conception du protocorme.

CAS DES AUTRES ESPÈCES DE *RAPHIA* ET PROBLÈMES ÉCOLOGIQUES

En ce qui concerne les autres espèces de *Raphia* camerounais, l'appareil souterrain n'a pas fait l'objet d'observations particulières. Après avoir souligné que la taxonomie du genre est encore bien balbutiante en Afrique centrale (et même en Afrique occidentale et orientale), on peut exclure, des comparaisons possibles avec le *Raphia regalis*, les espèces à stipe aérien (et que l'on peut considérer comme polycarpiques), telles que *Raphia hookeri* Mann & Wendl. et *Raphia vinifera* P. Beauv. Parmi les autres espèces polycarpiques mais en apparence acaules ou à stipes masqués par la prolifération des rameaux périphériques, sont de même à exclure *Raphia monbuttorum* Drude, accompagné des espèces en apparence morphologiquement voisines, encore bien mal connues au plan taxonomique. Seule l'espèce acaule des zones montagneuses de l'Ouest camerounais, *Raphia farinifera* (Gaertn.) Hyl., également monocarpique, pourrait retenir l'attention ; des observations superficielles permettent déjà de mettre en doute l'existence d'un appareil hypogé analogue ou du moins aussi important.

Par cet appareil hypogé, le *Raphia regalis* paraît donc constituer une exception au sein des *Raphia* d'Afrique centrale ; non moins originale est son écologie puisque c'est la seule espèce de sols fermes, non marécageux.

Si l'on se reporte au *Sabal palmetto* et surtout aux *Acanthococos sp.* et *Attalea exigua* (Palmiers sud-américains évoqués ci-dessus et dont l'appareil souterrain est très semblable à celui du *Raphia regalis*, étant même très « plié » au moins dans le jeune âge chez *Acanthococos sp.* et s'enfonçant ensuite à 0,5-0,7 m de profondeur, avec racines descendant à 1,5 m), on voit qu'il est difficile d'établir des relations entre morphologie et écologie : Le *Raphia regalis* est en effet un palmier de sous-bois de typique forêt dense humide en Afrique centrale, alors que les trois autres sont des Palmiers de forêts sèches ouvertes (« campos cerrados ») mais aussi, encore pour le Brésil, de « restingas » sableuses côtières dans le cas de *Diplothemium maritimum* Mart. cité également par Rawitscher & Rachid (1946). Ces auteurs considèrent que, pour la région de Saõ Paulo, les « campos cerrados » représentent une forme de dégradation de forêts plus denses et plus humides ; la morphologie des trois premiers Palmiers mentionnés correspondrait pour ces auteurs à une forme d'adaptation à des conditions devenues plus xériques. Alors que ce raisonnement est sans doute valable pour d'autres espèces à souches renflées (« xylopodes », bien différents en réalité des appareils hypogés des Palmiers) telles *Jacaranda decurrens* Cham., *Cochlospermum insigne* St. Hil. citées par Rawitscher & Rachid, le cas du *Raphia regalis* vient infirmer de telles conclusions écologiques. On est alors obligé de se reporter vers de très hypothétiques diversifications génétiques à l'intérieur de la famille des *Arecaceæ*.

BIBLIOGRAPHIE

Baillon, H., 1895. — *Histoire des Plantes* 13 : 252, fig. 194-195.

Corner, E. J. H., 1966. — *The natural history of palms*, 393 p., Londres.

Emberger, L., 1960. — *Traité de Botanique* 2 (2) : 1056, Paris.

Gatin, C. L., 1906. — Recherches sur la germination des Palmiers. *Ann. Sci. Nat.*, sér. 9, 3 : 189-314.

Gatin, C. L., 1913. — *Les Palmiers*, 338 p., Paris.

Guignard, J.-L., 1961. — Embryogénie des Palmiers. Développement de l'embryon chez le Chamærops humilis L. *C. R. Acad. Sci.* 257 (17) : 1834-1836.

Haccius, B. & Philip V. J., 1979. — Embryo Development in Cocos nucifera L. A critical Contribution to a General Understanding of Palm embryogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 132 : 91-106.

Hoff, M. & Florence J., 1977. — Note sur une Raphiale du Gabon. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar* 56 : 191.

Jacques-Félix, H., 1982. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia* 4 (1) : 3-40.

Letouzey, R., 1978. — Notes phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun. *Adansonia*, sér. 2, 18 (3) : 293-325.

Mildbraed, J., 1922. — *Wiss. Ergeb. deutsch. Zentr.-Afrika Exped. 1907-08*, 2) Botanik : 83, *tab. 55*, Leipzig.

Otedoh, M. O., 1974. — The re-discovery of Raphia regalis in Nigeria. *Journ. Niger. Inst. Oil Palm Res.* 5 : 41-44.

Otedoh, M. O., 1975. — The distribution of Raphia regalis Becc. (Palmæ) in Africa. *Nigerian Field* 40 (4) : 172-178.

Rawitscher, F. K. & Rachid M., 1946. — Troncos subterranos de plantas brasilieras. *Ann. Acad. Brasil. Ciencias* 18 (4) : 261-280.

Russell, T. A. *in* Hepper F. N., 1968. — *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 3 (1) : 162-166, *fig. 375 f.*

Tomlinson, P. B., 1960. — Essays on the morphology of palms. 1, Germination and seedlings. *Principes* 4 : 56-61.

Tomlinson, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126, Actual. bot. : 227-232.

Trochain, J.-L., 1980. — *Écologie végétale de la zone intertropicale non désertique*, 488 p., Toulouse.

Vallade, J., 1966*a*. — Aspect morphologique et cytologique de l'embryon quiescent d'Elæis guineensis Jacq. *C. R. Acad. Sci.* 262 : 856-859.

Vallade, J., 1966*b*. — L'évolution de l'embryon d'Elæis guineensis Jacq. au cours de la germination. *C. R. Acad. Sci.* 262 : 989-992.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 177-181.

Vegetative anatomy of *Oncotheca macrocarpa*, a newly described species of *Oncothecaceæ*

W. C. Dickison

Summary : The vegetative anatomy of the newly described species *Oncotheca macrocarpa* McPherson, Morat & Veillon is described. Wood is characterized by solitary pores with scalariform perforation plates, fiber-tracheids, heterocellular rays with prismatic crystals in the ray parenchyma, and diffuse and scanty axial parenchyma. Sieve tube elements possess oblique, compound sieve plates. Nodal anatomy is pentalacunar. Leaves possess distinctive stomata with divided subsidiary cells. Foliar venation is brochidodromous. *Oncotheca macrocarpa* is clearly distinguished from *O. balansæ* by the presence of cuticular striations encircling the stomata, the absence of an adaxial foliar hypodermis, and the occurrence of astrosclereids in the leaf lamina. The presence of foliar astrosclereids further supports suggested affinities between *Oncothecaceæ* and *Theaceæ*.

Résumé : L'anatomie de l'appareil végétatif d'*Oncotheca macrocarpa*, espèce récemment décrite, est étudiée. Le bois est caractérisé par des pores solitaires avec des cloisons à perforations scalariformes, des fibres trachéides, des rayons hétérocellulaires avec des cristaux prismatiques dans le parenchyme du rayon et un parenchyme axial diffus et peu abondant. Les éléments des tubes criblés ont des cloisons à cribles composés. L'anatomie nodale est pentalacunaire. Les feuilles ont des stomates distinctifs à cellules subsidiaires divisées. La nervation foliaire est brochidodrome. *Oncotheca macrocarpa* se distingue nettement de *O. balansæ* par la présence de stries cuticulaires encerclant le stomate, l'absence d'un hypoderme foliaire adaxial et la présence de sclérites en étoile dans le limbe foliaire. Les affinités supposées entre *Oncothecaceæ* et *Theaceæ* sont appuyées par la présence de ces sclérites étoilés.

William C. Dickison, Department of Botany, The University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina 27514, U.S.A.

In a recent issue of this journal, McPherson, Morat & Veillon (1982) described a newly discovered species belonging to the New Caledonian genus *Oncotheca* Baillon, a dicotyledonous genus previously believed to be monotypic and forming the family *Oncothecaceæ.* In view of the fact that *Oncotheca* has long been regarded as an isolated relict genus, the discovery of a second species, *O. macrocarpa* McPherson, Morat & Veillon, is of particular interest. Recent comprehensive anatomical studies of *O. balansæ* Baillon (Baas, 1975 ; Carpenter & Dickison, 1976 ; Shiklina, 1977) supported the view that the genus may have its closest affinities with the *Theaceæ*, and provide a basis for comparison with the new plant. Thanks to the collecting efforts and kind considerations of Dr. Gordon McPherson I am able to describe the vegetative anatomy of *O. macrocarpa.* I also

wish to thank Dr. Joan Nowicke, Smithsonian Institution, for providing scanning electron photomicrographs.

Material examined : *O. macrocarpa*, New Caledonia : *McPherson 3300, 3475*, Thy valley, *ca.* 15 air-km NE of Nouméa, forested slopes ca. 500 m alt. (MO, P, NOU), dried and liquid preserved leaves, stems, wood, and young flowers ; *Dickison 237*, Mt. Dzumac, forest (NCU), dried wood, liquid preserved leaves.

OBSERVATIONS

Leaf venation

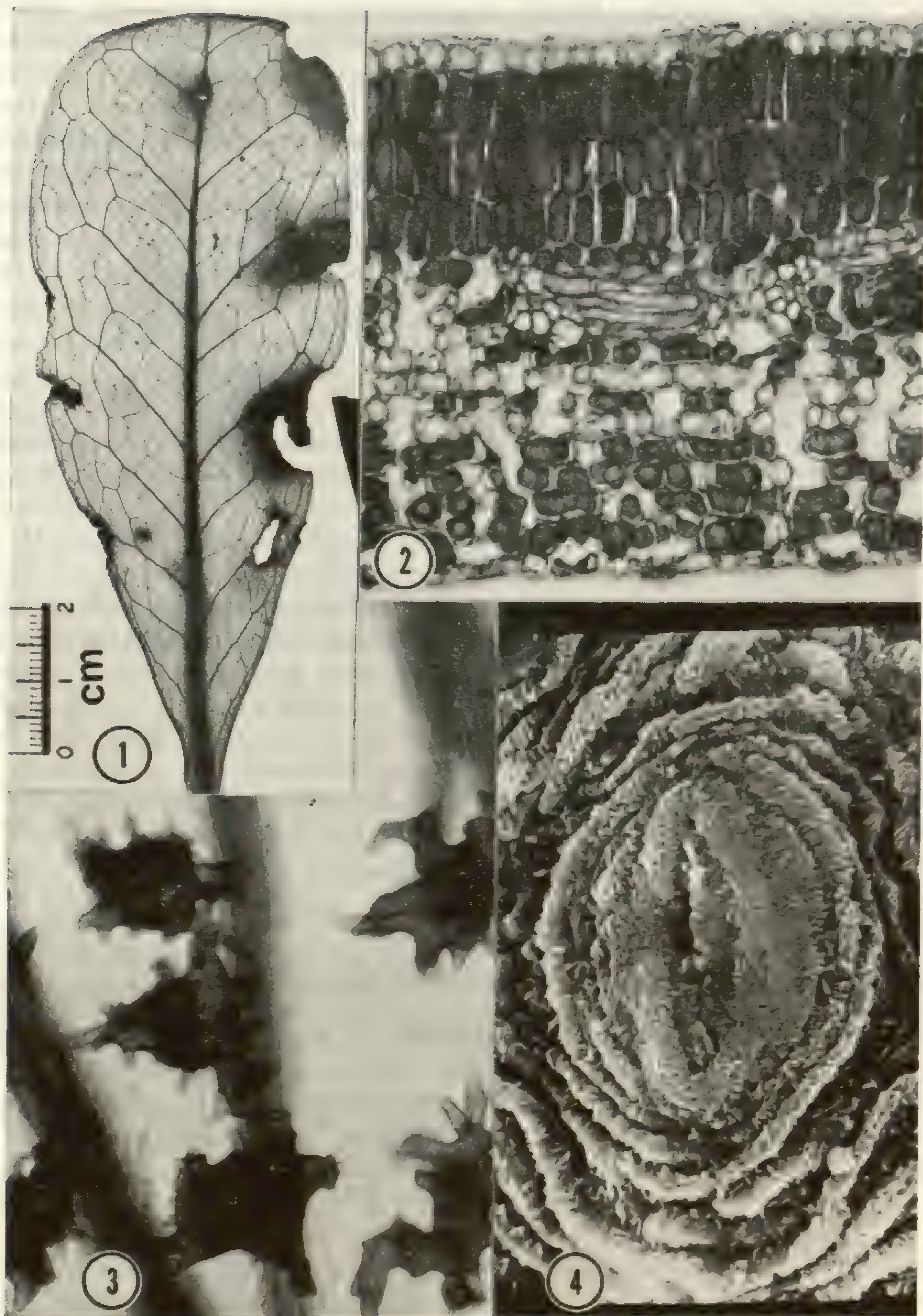
Brochidodromous (Pl. 1, *1*) ; midvein straight ; secondaries with an acute divergence angle, forming ascending marginal loops, enclosed by tertiary and quaternary arches ; simple intersecondary veins present ; tertiary veins forked, sinuous, or percurrent ; higher orders of venation difficult to resolve due to a reticulum of veins of indistinguishable size ; quaternary veins thick, nearly indistinguishable from tertiary veins ; majority of high-order veins arising at right angles ; marginal venation incomplete, with free vein endings adjacent to the margin of the lamina ; veinlets simple or twice branched ; areolation imperfect, with incompletely closed meshes common ; areoles irregular in shape, large ; veinlets terminate in conventional tracheids or more commonly in dilated tracheids with helica wall thickenings.

Leaf : in surface view

Glabrous. Adaxial cuticle smooth ; abaxial cuticle with prominent striations oriented in concentric rings of striae surrounding the stomata (Pl. 1, *4*). Epicuticular wax particles in the form of rods and filaments present in association with the striae and covering the guard cells. Epidermal cells of both adaxial and abaxial surface with straight to only slightly curved anticlinal walls ; cells overlying veins not greatly modified. Stomata confined to abaxial surface, randomly orientated, conforming to the unusual type with subdivided subsidiary cells described and illustrated by Baas (1975) and Carpenter & Dickison (1976) for *O. balansæ* ; guard cell pairs average 37 μm in length.

Leaf : in transverse section

Lamina bifacial. Adaxial cuticle 3-5 μm thick ; abaxial cuticle 3-4 μm thick, with striations. Epidermal cells square or rectangular, those of the adaxial surface slightly larger than those of the abaxial surface. Mesophyll densely tanniniferous, composed of 2-3-layered palisade region and compact spongy region of unlignified cells (Pl. 1, *2*). Midrib with a prominently raised abaxial surface and slightly raised adaxial surface. Ground tissue of midrib parenchymatous with compact peripheral layers. Midrib vasculation forming an arc with invaginated ends. Ends may or may not be separated from the central arc. Perivascular sclerenchyma absent. Veins of the lamina embedded in paren-



Pl. 1. — Leaf anatomy of **Oncotheca macrophylla** McPherson, Morat & Veillon. All taken from *McPherson 3475* : **1**, cleared leaf showing brochidodromous venation ; **2**, transverse section × 125 ; **3**, highly branched astrosclereids from the lamina × 215 ; **4**, scanning electron photomicrograph of stomatal complex showing encircling cuticular striations and the presence of epicuticular wax particles on both striations and guard cells × 1800.

chymatous, unlignified sheaths. Petiole vascularization most frequently initiated as 5 major bundles that are U-shaped or concentric in outline. Subsequent reorientation of the vasculation produces an uninvaginated arc and at more distal levels an invaginated arc. Druse crystals present in the central mesophyll and ground tissue of the midrib. Sclereids present in the form of brachysclereids and astrosclereids. Astrosclereids are varied in form with complex branching patterns with up to twelve, often curved, arms, thickwalled, pitted, occurring as diffuse idioblasts throughout the petiole and lamina (Pl. 1, *3*), being concentrated at the base of the lamina and on either side of, and along the entire lenght of, the midrib ; brachysclereids restricted to ground tissue of the petiole and midrib.

Node

Nodal anatomy is pentalacunar, five-trace ; traces are collateral and capped with perivascular fibers.

Axis

Glabrous. Cuticle up to 13 µm thick. Epidermal cells rectangular or with dome-shaped outer walls in younger stems. Periderm arising in subepidermal layers, becoming very thick-walled and sclerotic in older stems. Cortex parenchymatous, compact, with numerous brachysclereids occurring in clusters or as solitary idioblasts. Vascular tissue in a complete cylinder, with an interrupted ring of perivascular sclerenchyma. Secondary phloem abundant, composed of sieve tubes, companion cells and parenchyma, without mechanical cells in the functional tissue, nonfunctional phloem becoming very sclerotic in older stems. Secondary xylem traversed by narrow rays and with solitary, angular, to circular vessels, fibers thick-walled. Pith composed of thick-walled parenchyma, with numerous large brachysclereids occurring in clusters and as solitary cells.

Wood

Growth rings absent. Vessels diffuse, (16-) 22 (-27) per mm^2, solitary or rarely in pairs, mostly rounded in outline in transverse section, walls *ca.* 2.5 µm thick, tangential diameter (47-) 73 (-90) µm, vessel element length (868-) 1229 (-1757) µm. Perforations scalariform in almost vertical end walls, with (12-) 22 (-36) bars. Intervessel pits sparse, opposite, 3-5 µm in diameter. Vessel-ray pits the same. Ground tissue composed of thick-walled fiber-tracheids, 10-30 µm in tangential diameter, (1100-) 1597 (-2080) µm long, with bordered pits on both radial and tangential walls. Pits average 5 µm in diameter with slit-like apertures. Rays heterogeneous of two distinct sizes and composed of thick-walled parenchyma with dark contents ; uniseriates of square, procumbent and mostly erect cells, (70-) 347 (-858) µm in height ; multiseriates bi- and triseriate with generally long uniseriate marginal extensions of upright cells and central portion of square and procumbent cells, (303-) 858 (-2323) µm in height. Axial parenchyma mostly diffuse and paratracheal scanty, occasionally diffuse-in-aggregates with 2 (3) cells. Large prismatic crystals abundant in the ray parenchyma.

DISCUSSION

Despite the overall morphological and anatomical resemblances of the two species of *Oncotheca*, *O. macrocarpa* is anatomically distinct and thus possesses a number of structural features previously unreported in the family. In addition to the primary distinguishing features of the fruit and flower outlined by McPherson & *al.* (1982), *O. macrocarpa* can be separated from *O. balansæ* by the following foliar anatomical characters : 1) abaxial epidermal cells with prominent cuticular striations in concentric rings encircling the stomata ; 2) absence of a multiple layered adaxial hypodermis ; 3) occurrence of numerous highly branched astrosclereids in the lamina. The two species closely resemble one another in wood anatomy, including the presence of large prismatic crystals in the ray parenchyma, in the presence of a pentalacunar, five-trace nodal anatomy, and in the presence of an unusual type of stomatal structure with subdivided subsidiary cells.

Since highly branched foliar sclereids are a characteristic feature of many theaceous genera (Metcalfe & Chalk, 1950 ; Keng, 1962), the occurrence of foliar astrosclereids of various forms in *Oncotheca macrocarpa* provides an additional significant clue in support of the suggested relationship between *Oncothecaceæ* and *Theaceæ* (Baas, 1975 ; Carpenter & Dickison, 1975 ; Shiklina, 1977).

BIBLIOGRAPHY

Baas, P., 1975. — Vegetative anatomy and the affinities of Aquifoliaceæ, Sphenostemon, Phelline, and Oncotheca. *Blumea* 22 : 311-407.

Carpenter, C. S. & Dickison, W. C., 1976. — The morphology and relationships of Oncotheca balansæ. *Bot. Gaz.* 137 (2) : 141-153.

Keng, H., 1962. — Comparative morphological studies in Theaceæ. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 33 : 269-384.

McPherson, G., Morat, P. & Veillon, J. M., 1982. — Existence d'une deuxième espèce appartenant au genre Oncotheca endémique de la Nouvelle-Calédonie et nouvelles données concernant les Oncothécacées. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 3, sect. B, *Adansonia*, nº 3 : 305-311.

Metcalfe, C. R. & Chalk, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons*, 2 vols., The Clarendon Press, Oxford.

Shiklina, I. A., 1977. — The comparative anatomy of the wood of the genus Oncotheca (order Theales). *Bot. Zhurn.* 62 : 1273-1275. (in Russian).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 183-192.

Apomixie et variation chez *Epidendrum nocturnum* Jacq. (*Orchidaceæ*)

Y. Veyret

Résumé : *Epidendrum nocturnum* Jacq. doit apparemment sa polymorphie à des mutations chromosomiques et peut-être à des combinaisons de génomes anciennes ; les phénotypes divers résultant de ces phénomènes ont été fixés par un mode de reproduction apomictique. Une nouvelle variété est décrite : var. *tumuc-humaciense.*

Summary : The polymorphy of *Epidendrum nocturnum* Jacq. is probably the consequence of chromosomal mutations and perhaps of old combinations of genomes. The various phenotypes produced in this way were fixed by apomixis. A new variety is described : var. *tumuc-humaciense.*

Yvonne Veyret, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Epidendrum nocturnum Jacq. est une espèce bien connue pour sa polymorphie et sa vaste répartition dans des habitats variés de l'Amérique tropicale.

En Guyane nous la connaissons en peuplements abondants sur les végétaux qui étendent leurs branches au-dessus de la Comté, sur plusieurs kilomètres du cours de cette rivière. La forme de la Comté se retrouve çà et là sur d'autres rives ou en forêt. Dans ces dernières conditions il est difficile d'évaluer l'abondance des populations, cette espèce aimant le soleil qu'elle ne peut trouver que dans la couronne des grands arbres ; sa présence est alors révélée par des plantes tombées avec la chute de branches. Sur les inselbergs des Tumuc-Humac — les « Savanes-Roches » des Guyanais — elle est également bien représentée, mais sous une forme différente ; la forme de la Comté correspond au type le plus commun avec des caractéristiques moyennes.

Lorsque, entre botanistes de la Guyane, nous parlons d'*E. nocturnum*, nous disons : celui des Tumuc-Humac, celui de la Comté, celui de la Crique Gabaret, celui qui ressemble à... mais, celui qui a..., qui est..., un peu à la manière d'avant Linné. De ce besoin d'identification des formes, que beaucoup éprouvent, ou ont éprouvé, il en est résulté la création d'un certain nombre de variétés ; et même, certaine variété, déjà nommée, et certaines formes ont été abusivement — semble-t-il — décrites en tant qu'espèces.

Mon propos n'était pas de traiter de systématique dans ce travail. Cependant quand on lit que telle espèce est voisine ou semblable à *E. nocturnum* mais qu'elle est plus petite ou que ses fleurs sont colorées un peu différemment, ou que la plante est moins belle, ou —

pire — que certains caractères n'ont pas été reconnus tels qu'ils sont en réalité, on ne peut pas accepter des statuts spécifiques basés sur d'aussi faibles particularités.

C'est ainsi, à mon avis, que l'*Epidendrum latifolium* (Lindl.) Garay & Sweet (1972) doit recouvrer son rang variétal de l'espèce *E. nocturnum* que lui avait attribué LINDLEY au siècle dernier : la feuille n'est pas sessile comme le révèle l'examen de certains spécimens des Antilles conservés à Paris (*Jérémie 178, 179* ; *Sastre & Jérémie 1910* ; *Plée s.n.*, daté de 1820) et comme le montre bien le dessin reproduit par LINDLEY (1837) où la couleur pourpre de la gaine contraste avec le vert foncé du limbe ; de plus les fleurs ne sont pas uniques. Mais comme chez les autres formes d'*E. nocturnum* l'inflorescence est ramifiée ; elle doit aussi émettre une première fleur, subterminale — l'inflorescence étant de type indéfini —, sur une courte tige portant plusieurs cataphylles ; après la fructification, et à la « saison » suivante (environ 6 mois pour quelques formes cultivées en serre à Paris et dans la région parisienne ou à Cayenne), il y a ramification à partir de bourgeons situés à l'aisselle des cataphylles ; les nouvelles branches se ramifient de même, si bien que ce « système » poursuit son développement même après la chute des feuilles, tant que la sève pourra irriguer la tige, passant alternativement et plusieurs fois par une phase fleur suivie d'une phase fruit, à condition bien sûr qu'il y ait nouaison, mais l'absence de fructification n'altère en rien le phénomène. Dans la var. *latifolium* Lindl., les branches de l'inflorescence sont très courtes, enveloppées et cachées par la gaine de la dernière feuille, comme le révèle l'examen du spécimen *Jérémie 178* après l'ouverture de la gaine.

De même, l'espèce *Epidendrum mininocturnum* Dodson (1977) ne peut être retenue à cause seulement de la petite taille des individus et de caractères vraiment minimes relatifs à la couleur des fleurs.

Quand DUNSTERVILLE (1977) a relaté ses observations sur différents aspects morphologiques d'*E. nocturnum* au Venezuela, il a décrit une forme terrestre, de sous-bois, atteignant 2,45 m de hauteur. Il n'en a pas fait une nouvelle espèce, bien qu'elle nous semble mériter une attention particulière par son aspect écologique principalement : cette grande forme ne peut vivre qu'en sous-bois, protégée des forts vents qui soufflent dans cette région, par la végétation environnante. Mais ces caractères, bio-écologiques et morphologiques, ne justifient évidemment pas la création d'une espèce nouvelle. Ce grand *E. nocturnum* mériterait probablement un rang de variété.

Parmi les spécimens de Paris, il en est deux (*Sastre 2997* et *3354*), déterminés par PABST, en 1975, *E. nocturnum* var. *minus* Cogn. DUNSTERVILLE (1977) rapporte à cette variété, parmi les types extrêmes qu'il a récoltés et décrits, une plante (*A-I*) qui diffère de celles de SASTRE, notamment par la succulence de ses feuilles et les rapports longueur/largeur du limbe : 40 × 5 mm pour le spécimen de DUNSTERVILLE, *ca.* 110 × 6 mm pour ceux de SASTRE. En comparant les spécimens de SASTRE et le dessin de DUNSTERVILLE, on constate, d'autre part, que l'ensemble ovaire + pédicelle est à peine plus long que le périanthe dans les premiers, tandis qu'il est environ 2 fois plus long dans le deuxième. Par contre la forme *B* de DUNSTERVILLE paraît très voisine des 2 récoltes de SASTRE rapportées à la var. *minus*.

On comprend alors que FOLDATS (1970) ait fait remarquer que les tentatives de classification d'*E. nocturnum* en variétés ne soient pas satisfaisantes et qu'il n'en ait pas tenu compte dans sa Flore du Venezuela. Il a, de plus, confondu dans cette espèce — et non sans raison — quelques autres taxons, tel *E. spruceanum* Lindl. Il faudrait, bien sûr, faire







Pl. 1. — **Epidendrum nocturnum** Jacquin var. **tumuc-humaciense** Veyret : **1**, **2**, sur les inselbergs des Monts Tumuc-Humac (Photos J. J. de Granville) ; **3**, spécimen type.

des études comparatives pour voir si les caractères morphologiques, végétatifs surtout, ne sont pas dépendants des conditions régnant dans les divers biotopes, bien que je ne pense pas que ce soit le cas.

La forme saxicole des Tumuc-Humac nous paraît alors devoir mériter un statut variétal :

Epidendrum nocturnum var. **tumuc-humaciense** Veyret, *var. nov.*

Herba saxicola, ca. 1 m alta, ad extremum ramosa ; foliorum lamina elliptica, carnosa, leviter bilobata, ca. 55 × 20 mm ; inflorescencia et flora Epidendri nocturni *aliis formis similis.*

Type : *de Granville 1232*, Guyane française, Tumuc-Humac, frontière Brésil-Guyane. Sommet du Mitaraka Sud, zone supérieure de la savane-roche, 720 m, 14.8.1972 (holo-, P! ; iso-, CAY!)

Cette variété est très commune sur les inselbergs des Monts Tumuc-Humac ; par contre elle est inexistante sur les 10 autres inselbergs visités en Guyane par de Granville, le plus proche étant distant de 80 km des Tumuc-Humac (de Granville, comm. pers. et 1980).

Les plantes atteignent environ 1 m de hauteur. Les tiges proprement dites sont cachées par les gaines rougeâtres des feuilles ; lorsqu'elles atteignent un certain âge, et sont probablement entièrement défeuillées, il peut y avoir bourgeonnement et formation de nouveaux rameaux à partir de la base de l'inflorescence (2 dans les spécimens récoltés) ; des racines adventives se forment à partir des nœuds inférieurs des nouveaux rameaux. On peut penser que ce port particulier est adapté au mode de vie de cette variété, les plantes pouvant ainsi émerger plus aisément des îlots où la végétation arbustive se regroupe avec quelques herbacées (de Granville & Sastre, 1974), grâce à l'appui que leur procurent les racines des nouvelles branches.

Les feuilles sont elliptiques, charnues, légèrement bilobées au sommet ; elles mesurent environ 55 × 20 mm et sont un peu plus longues que leurs gaines. L'inflorescence, toujours uniflore dans le temps, est ramifiée. L'ovaire pédicellé est environ 2 fois plus grand que le périanthe, lequel mesure environ 45 mm de longueur. La fleur est typique d'*E. nocturnum*, mais elle peut présenter quelques petites variations, notamment la forme des lobes latéraux du labelle qui sont un peu aigus dans quelques spécimens alors qu'ils ont une forme arrondie dans le type et la majorité des autres récoltes.

Ce fait confirme que les caractères végétatifs, parfois liés à un fait écologique, priment sur les caractères floraux, pour la distinction de variétés dans cette espèce. Il est intéressant de rapporter (de Granville & Sastre, 1974) que l'hygrométrie peut baisser de 50 % sur ces « savanes-roches » par temps ensoleillé.

Matériel étudié : Guyane française : *de Granville 1078*, Tumuc-Humac, frontière Brésil-Surinam, savane à Graminées et *Clusia*, sur le sommet du Paloulouiméenpeu, 707 m, 12.8.1972, P ; *1401*, Tumuc-Humac, sommet de la borne frontière Guyane-Brésil nº 1, savane sur rocher au sommet, 590 m, 26.8.1972, P ; *Sastre 1582*, layon point de trijonction, Mitaraka, km 7,5, rochers granitiques dénudés, 500 m, 6.8.1972, P ; *1622*, Petit Mitaraka. 2 km N Mitaraka N, versant E, rochers granitiques dénudés, 500 m, 2.8.1972, P. — Surinam : *Sastre 1779*, Tumuc-Humac, Montagne Mongo, sommet, rochers granitiques dénudés, 420 m, 29.8.1972, P.



Pl. 2. — Deux races morphologiques d'**Epidendrum nocturnum** Jacquin : **A**, forme cultivée au Muséum d'Histoire naturelle de Paris sous la référence *N.1726*, provenant de Floride ; **B**, une des formes guyanaises (*Veyret 1689*) : **1**, partie supérieure d'une tige ou partie de plante ; **2**, sépale médian ; **3**, sépale latéral ; **4**, pétale ; **5**, labelle ; **6**, ovaire en cours de fructification.

Dans les serres du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, est cultivée, depuis 1960, une forme d'*E. nocturnum* provenant de Floride (réf. N. 1726), d'environ 50 cm de hauteur. Les feuilles sont de taille moyenne, vert plutôt clair, et les fleurs assez grandes (Pl. 2, *1-6*). Cette plante fleurit et fructifie régulièrement 2 fois par an.

Quand on cultive des Orchidacées en serre, on peut constater qu'il y a nouaison de fleurs chez quelques espèces. Ce fait résulte d'une autofécondation rendue possible grâce à des dispositifs adaptés. Chez l'*E. nocturnum* (réf. N. 1726), les pollinies restent en place alors que l'ovaire poursuit son développement et que se fane la fleur. Sur les plantes récoltées dans la nature, les pollinies finissent par être détruites par les facteurs naturels du milieu. La colonne s'accroît, verdit et fait partie du fruit. La présence des pollinies *in situ* est indispensable pour que l'ovaire et les ovules puissent s'engager dans la voie de la fructification. En effet, la suppression de leurs pollinies entraîne la chute des fleurs. Cette plante se reproduit donc apparemment par apomixie. C'est ce que démontre l'observation microscopique.

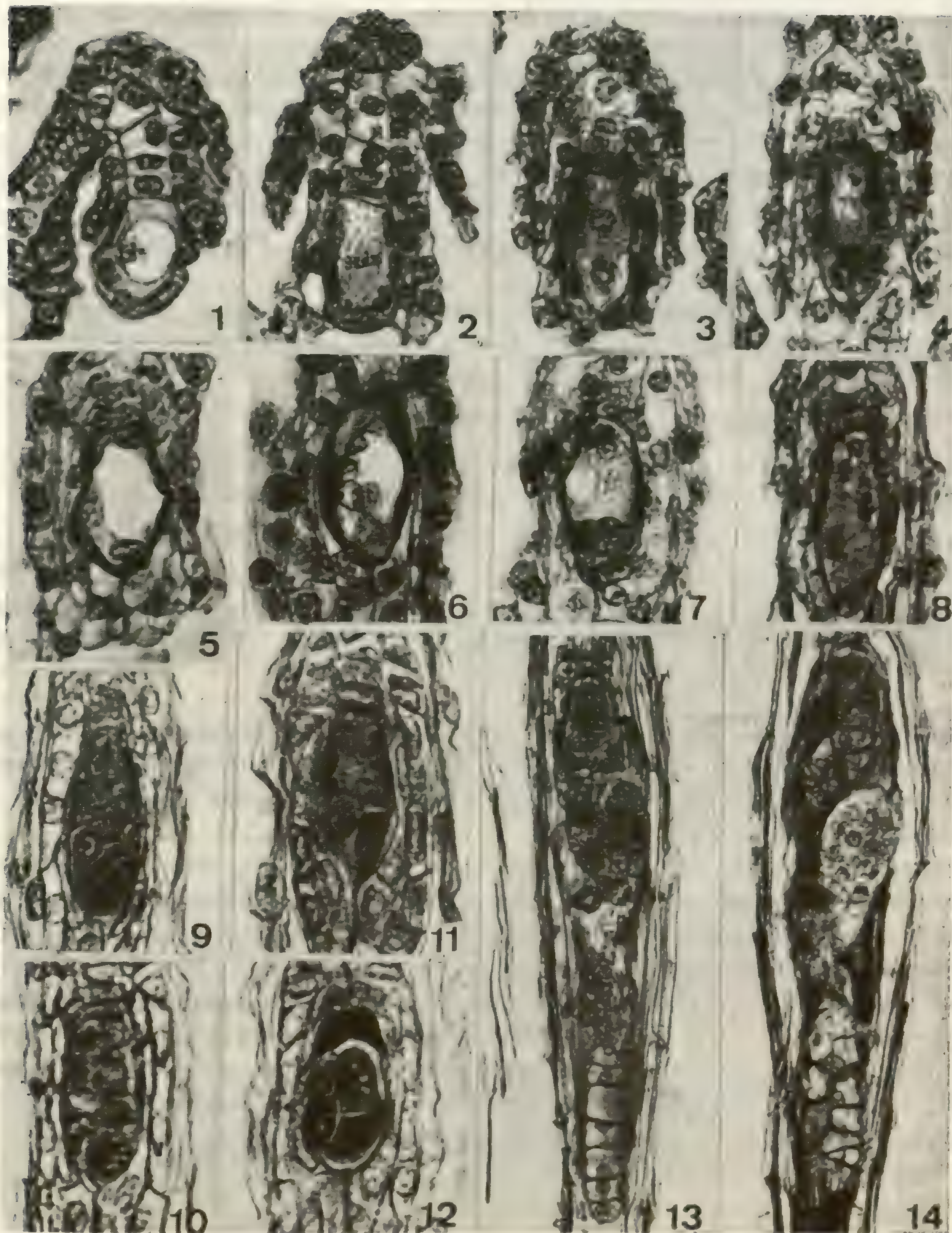
Une autre forme d'*E. nocturnum* récoltée en Guyane (*Veyret 1689*, n° *351* dans notre collection de plantes vivantes) se reproduit de la même manière. Cette plante diffère de la précédente par sa taille plus petite, ses feuilles plus grandes, au limbe vert foncé dessus et pourpre dessous ; la gaine est pourpre également. D'autres petits caractères floraux permettent également de distinguer ces 2 formes (Pl. 2). Il est intéressant de noter comme cette plante est rapidement parvenue à l'état adulte, c'est-à-dire à la possibilité de fleurir. Je l'avais récoltée en novembre 1976 sur un arbre aux branches défoliées, tombé dans la crique Gabaret (environs de St. Georges de l'Oyapock), et mise en culture au centre ORSTOM de Cayenne. Elle se présentait alors sous forme d'une petite plantule à 2 feuilles entièrement pourpres. Un peu plus de 2 ans après, à mon retour à Cayenne, cette plante avait atteint sa taille adulte et portait 2 fruits, l'un entièrement desséché et vidé de ses graines et l'autre en pleine activité embryonnaire. D'après les observations faites sur la forme d'*E. nocturnum* cultivée au Muséum et ce que l'on sait sur le temps nécessaire aux *Epidendrum* pour mûrir leurs fruits, on peut estimer que cette plante a fleuri moins de 2 ans après sa mise en culture, et sans doute guère plus après la germination de la graine, ce qui paraît être une performance chez les Orchidacées.

L'examen embryologique de ces formes révèle que :

— à l'anthèse les primordiums ovulaires ont commencé à se former ; des cellules-mères de macrospores peuvent déjà être individualisées ;

— 2 mois environ après la floraison, les ovules se trouvent à différents états de leur développement, depuis le stade archéspore (Pl. 3, *1*, *2*) jusqu'à celui de sac embryonnaire à 8 noyaux (Pl. 3, *3*, *6*). On peut constater que la première division de l'archéspore est une mitose. Les noyaux du gamétophyte ne seront donc pas réduits : il y a aposporie goniale ;

— environ 3 mois après la floraison, les noyaux du sac embryonnaire ont commencé à grossir et, avec le cytoplasme qui s'est accru également, remplissent le volume du sac embryonnaire (Pl. 3, *8*). Ils s'entourent ensuite d'une paroi et se développent en autant d'embryons (Pl. 3, *9-11*) en commençant par l'œuf et les synergides. Les antipodes ne dégénèrent pas, ou exceptionnellement (Pl. 3, *12*), contrairement à ce qui se produit — et ce très tôt — chez les Orchidacées et en général dans le règne végétal. Il est probable que parmi ces embryons tous n'arriveront pas à terme ou ne seront pas viables. Ils se trouvent



Pl. 3. — Embryologie d'**Epidendrum nocturnum** Jacquin (formes du Muséum de Paris et de Guyane, A et B de la planche 2) ; **1**, **2**, archéspore ; **3**, les 2 spores ; **4**, la spore cellule mère du sac embryonnaire ; **5-7**, stades de formation du sac embryonnaire ; **8-11**, développement des noyaux du sac en embryons ; **12**, avortement exceptionnel des antipodes ; **13**, **14**, graines immatures polyembryonnées. (1-12 × 500 ; 13, 14 × 250).

imbriqués et serrés les uns contre les autres et leur prise de vue photomicrographique en coupes minces est malaisée (Pl. 3, *13*, *14*).

Le développement des noyaux du sac embryonnaire en embryons est également observé dans la forme de Guyane mentionnée plus haut, c'est-à-dire dans les 2 seules formes examinées à ce point de vue. Depuis les dernières mises à jour sur l'apomixie chez les Orchidacées (Wirth & Withner, 1959 ; Veyret, 1974), 2 modes nouveaux de reproduction asexuée dans cette famille de plantes ont ainsi été mis en évidence. Récemment, en effet, Illg (1977) a démontré que *Maxillaria brasiliensis* Brieg. & Illg se reproduisait par automixie.

L'apomixie est un phénomène connu depuis longtemps pour être lié à l'hybridité et à la polyploïdie (Stebbins, 1950). Si l'on consulte la littérature sur les numérations chromosomiques on apprend que chez l'*E. nocturnum* :

— en 1930, Hoffmann a compté $n = 20$;

— en 1960, Blumenschein a également trouvé $2n = 40$, mais aussi $2n = 80$; cet auteur note la fréquence de la polypoïdie chez les divers *Epidendrum* examinés ;

— Kamemoto, en 1950, a compté $2n =$ *ca.* 80.

— Chardard enfin, en 1963, trouvait 74 et 85 chromosomes dans les racines d'une même plante. Nous devons faire remarquer, à cette occasion, que la var. *guadeloupense*[1] des serres du Muséum qu'a dû utiliser Chardard pour ses comptages, est en réalité *E. ciliare* L.

Ces comptages sont fort instructifs ; malheureusement nous ne savons rien sur la morphologie des plantes sur lesquelles ils ont été faits. Il y a donc des races diploïdes et des races polyploïdes et aneuploïdes chez *E. nocturnum*. Même les races diploïdes ont déjà un nombre chromosomique élevé.

Les flores des régions arctiques renferment de nombreux complexes agamiques ou même seulement des races sexuées, diploïdes, et des races apomictiques, polyploïdes. C'est ainsi que, pour rester dans le domaine des Orchidacées, *Nigritella nigra* (L.) Reichb. f. est bien connue par sa forme sexuée, à $2n = 38$, 40, qui habite les montagnes d'Europe centrale (Pyrénées, Alpes, Apennins, Balkans), et par sa forme apomictique des montagnes de Scandinavie, à $2n = 64$ (Chiarugi, 1929). Holmboe (*in* Gustafson, 1947) la considère comme étant une « survivante des glaces ». Les importantes glaciations du quaternaire pourraient ainsi être à l'origine de nombreuses mutations chromosomiques de cet ordre (autopolyploïdie). Dans le continent austral il y a eu également une période glaciaire importante accompagnée d'un assèchement du climat, qui a contraint la végétation à survivre — avec possibilité de différenciation — dans des zones refuges (Sastre & de Granville, 1974 ; de Granville, 1978). Les Monts Tumuc-Humac étaient inclus dans une de ces zones refuges.

Les remarquables travaux de Babcock & Stebbins sur le genre *Crepis*, commencés il y a environ 50 ans, ont montré que c'était effectivement des espèces xérophytiques notoires de *Crepis* qui étaient à l'origine du complexe polyploïde, en majorité apomictique (Stebbins, 1966).

1. Chardard (1963), *nomen nudum* car, à notre connaissance, jamais décrite.

On ne connait pas encore le nombre chromosomique et le mode de reproduction de la var. *tumuc-humaciense*. Il est particulièrement intéressant de signaler (De Granville, 1978), que cette variété, accompagnée de la Broméliacée *Pitcairnia geyskesii*, est une plante pionnière des inselbergs des monts Tumuc-Humac.

Un autre fait, qui aurait pu se combiner avec le précédent — ou avec une allopolyploïdie ancienne — serait la polyspermatie, dont le rôle a été constaté par Hagerup (1944, 1947) chez quelques Orchidacées d'Europe. La polyploïdie favorise souvent l'apparition de l'apomixie.

De telles formes apomictiques de type aposporique sont engagées dans des « impasses évolutives » (Stebbins, 1950) si elles n'ont plus aucune possibilité de reproduction sexuée. Seule leur restera la possibilité de subir quelques mutations somatiques peu « évolutives ».

BIBLIOGRAPHIE

Bataglia, E., 1963. — Apomixis, *in* Maheswari : *Recent advances in the embryology of Angiosperms* : 221-264.

Blumenschein, A., 1960. — Numero de chromosomas de algunas especies de Orquidas. *Publ. Cienc. Univ. Sao Paulo,* Inst. Gent. 1 : 45-50.

Chardard, R., 1963. — Contribution à l'étude cytotaxonomique des Orchidées. *Rev. Cyt. Biol. Vég.* 26 : 1-58.

Chiarugi, A., 1929. — Diploidismo con anfimissa e tetraploidismo con apomissa in una medesina specie : Nigritella nigra Reichb. f. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.* 4 : 659-661.

Dodson, C. H., 1977. — New Orchids from Western Ecuador. *Selbyana* 2 : 48-56.

Dunsterville, G. C. K., 1977. — Epidendrum nocturnum, a schizoïd species. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 46 : 888-893.

Foldats, E., 1970. — Orchidaceæ, *in Flora de Venezuela* 15, 3e part., 522 p.

Garay, L. A. & Sweet, H. R., 1972. — Notes on West Indian Orchids, 2. *J. Arnold Arbor.* 53 : 390-398.

Granville, J. J. de, 1978. — *Recherches sur la flore et la végétation guyanaises.* Thèse Doct. État, Montpellier, 272 p.

Granville, J. J. de, 1980. — Du sommet tabulaire aux Monts Bakra. Premières observations sur la flore et le milieu naturel. ORSTOM Cayenne, La nature et l'homme en Guyane, 15 p. ronéotées.

Granville, J. J. de & Sastre, C., 1974. — Aperçu sur la végétation des inselbergs du Sud-Ouest de la Guyane française. *C. R. Soc. Biogéogr.* 439 : 54-58.

Gustafson, A., 1947. — Apomixis in higher plants. Part III. Biotype and species formation. *Lunds Univ. Arsskrift* 43 : 183-370.

Hagerup, O., 1944. — On fertilation, polyploidy and haploidy in Orchis maculatus L. sen. lat. *Dansk Bot. Arkiv* II : 1-26.

Hagerup, O., 1947. — The spontaneous formation of haploid, polyploid, and aneuploid embryos in some Orchids. *Det. Kgl. Danske Videnskabernes Selskab* 20 : 1-22.

Hoffmann, K., 1930. — Beiträge zur Cytologie der Orchidaceen. *Planta* 10 : 523-595.

Illg, R. D., 1977. — Sobre a reproduiçào em Maxillaria brasiliensis Brieg. & Illg e M. cleistogama Brieg. & Illf (Orchidaceæ). *Rev. Brasil. Biol.* 37 : 267-279.

KAMEMOTO, H., 1950. — Polyploid in Cattleyas. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 19 : 366-373.

LINDLEY, J., 1837. — Epidendrum nocturnum var. latifolium. *Bot. Reg.* : *tab. 1961.*

MAHESWARI, P., 1950. — *An introduction to the embryology of Angiosperms*, 453 p.

SASTRE, C. & GRANVILLE, J. J. DE, 1975. — Observations phytogéographiques sur les inselbergs du Bassin supérieur du Maroni. *C. R. Soc. Biogéogr.* 444 : 7-15.

STEBBINS, L., 1950. — *Variation and evolution in plants*, 643 p.

STEBBINS, L., 1966. — Chromosomal variation and evolution. *Science* 152 : 1463-1469.

TANAKA, R. & KAMEMOTO, H., 1974. — List of chromosome numbers in species of the Orchidaceæ, *in* WITHNER : *The Orchids. Scientific studies* : 411-483.

VEYRET, Y., 1974. — Development of the embryo and the young seedling stages of Orchids, *in* WITHNER : *The Orchids. Scientific studies* : 223-265.

WIRTH, M. W. & WITHNER, C. L., 1959. — Embryology and development in the Orchidaceæ, *in* WITHNER : *The Orchids. A scientific Survey* : 155-188.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 193-197.

Une nouvelle espèce du genre *Entada* Adans. (*Leguminosæ*, *Mimosoideæ*) en Afrique occidentale

J.-F. Villiers

Résumé. : un nouveau *Entada* du Cameroun est décrit ; sa position systématique est précisée

Summary : a new *Entada* of Cameroon is described ; its systematic position is precised.

Jean-François Villiers, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Entada* Adans. regroupe environ une trentaine d'espèces, essentiellement dans les régions tropicales, dont une vingtaine en Afrique et à Madagascar.

Parmi les échantillons collectés au Cameroun, il nous semble possible de définir un nouveau taxon.

Entada camerunensis Villiers, *sp. nov.*

Folia petiolo glabro ; pinnæ 2-4 jugæ oppositæ ; foliola 5-10 juga opposita, subsessilia vel cum pediculo brevi pubescenti, minora ad pennarum basim, oblanceolata, basi acuta vel attenuata, apice truncata vel rotundata, leviter retusata, infra pubescentia, supra dense vel sparse pubescentia, nervis prominentibus subter et supra. Panicula terminalis, racemis solitariis vel geminis. Flores ⚥ pedicellati, petalis basi breviter connatis, staminibus adnatis. Stamina basi connata in disco carnoso, antheris apice glandulosis. Ovarium glabrum, stipitatum, saltem 12-ovulatum. Lomentum glabrum, oblongum, 20-29 cm longum, ca. 8 cm latum, leviter arcuatum vel rectum, exocarpio ab endocarpio tandem sejuncto. Semen oblonga-ellipticum vel ellipticum, 1,65-1,85 × 0,90-0,95 cm, areola centrali fere semen æquantia.

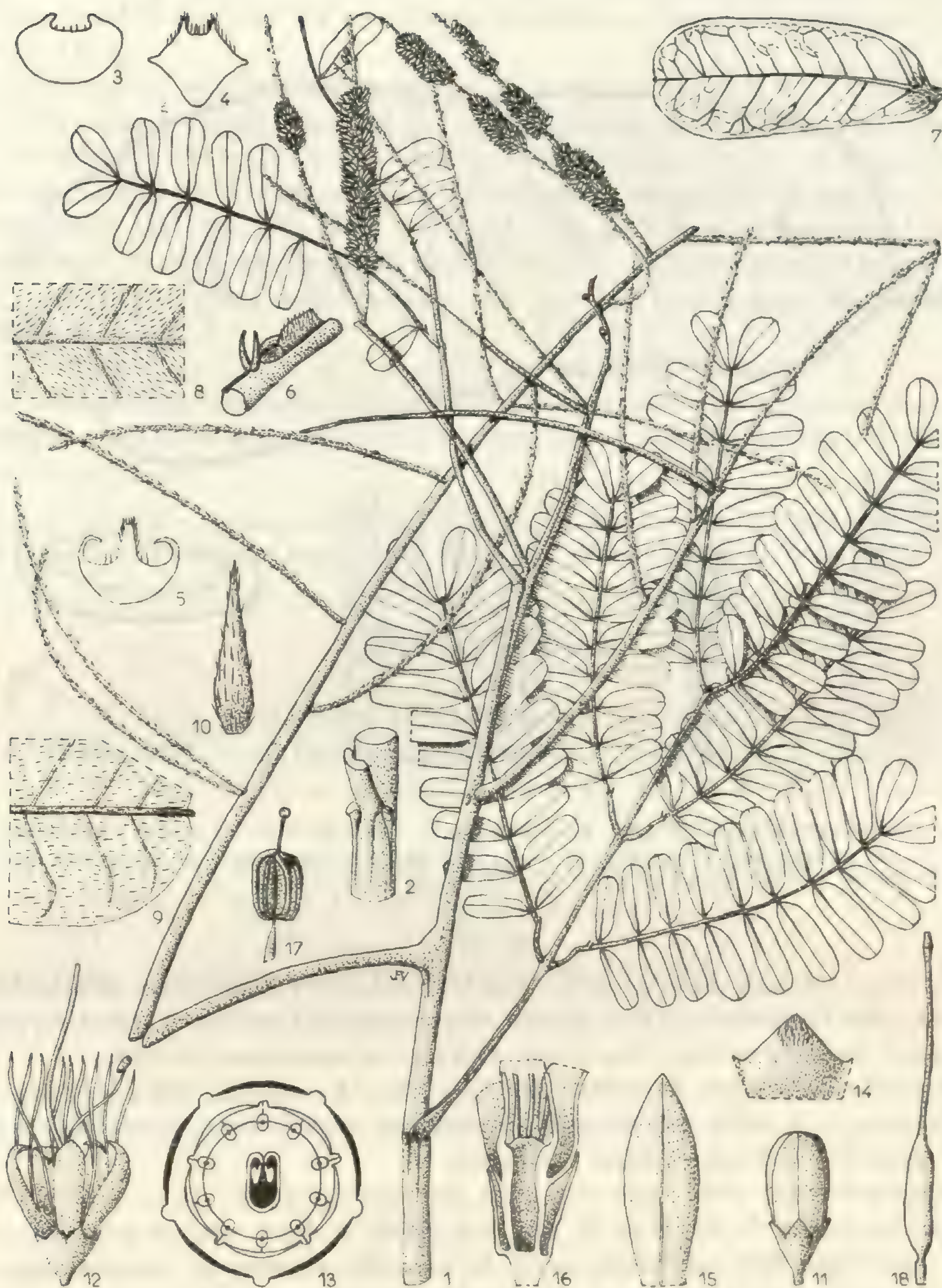
Type : *Letouzey 3534*, Cameroun : bord riv. Bayo, W Kongolo, fr., 24.II.1961 (holo-, P!).

Liane ligneuse atteignant un diamètre de 15 cm à la base, ou arbuste sarmenteux. Tige successivement bifurquée, formant de grandes boucles. Rameaux glabres gris à gris violacé sur le vivant, ridés longitudinalement sur les tiges âgées, crête saillante ± importante partant de la base des pétioles, lenticelles liégeuses en fente. Rhytidome brun en section. Écorce épaisse de 2,5 cm, section de couleur rose clair devenant plus dense vers l'intérieur ; cambium blanc jaunâtre, épais de 2-3 mm. Bois rose à vaisseaux ayant des sections de grande taille. Stipules se flétrissant très tôt, avec base formant un bourrelet charnu ligneux de part et d'autre des pétioles. Feuilles composées bipennées, dépourvues de glandes, à 2-4 paires de pennes. Pétiole glabre, rouge sur le vivant, canaliculé dessus

(canalicule large ou étroit bordé longitudinalement par deux bourrelets), long de 5,5-7(-9,5) cm. Rachis morphologiquement semblable au pétiole, mais avec un canalicule plus étroit, rouge sur le vivant, long de 3,5-10(-16) cm, à mucron terminal linéaire à la face inférieure, très éparsement pubescent. Axe de la penne rouge sur le vivant, ± pubescent sur la carène, long de 4,5-9,7 cm, face supérieure carénée (carène parfois sillonnée dessus), bords latéraux du rachis subailés repliés vers la face supérieure ; face inférieure ± triangulaire à sommet obtus et faces latérales ± déprimées, se terminant à la face inférieure par un mucron souvent caduc. Stipelles glabres, courts, linéaires aigus, proches de la première paire de folioles. Folioles 5-10 paires par penne, subsessiles ou à courts pétiolules pubescents dessus, longs de 0,50-0,75 mm ; limbe à pubescence dense apprimée ou à pubescence éparse surtout à la base (peu visible) ou subglabre dessus, moyennement pubescent apprimé dessous, vert brunâtre foncé à clair à la face supérieure et vert grisâtre à marron clair à la face inférieure sur le sec, obové-oblong, de taille décroissante du sommet vers la base : foliole basale 10-18 × 3-7 mm, foliole proche du sommet 16-25 × 7-11 mm, deux dernières paires de folioles beaucoup plus nettement obovées et plus petites, base asymétrique : bord proximal arrondi étroit et bord distal atténué aigu, atténué, ou subtronqué, sommet tronqué à très largement arrondi, faiblement rétus avec ou sans mucron. Nervure primaire subdiagonale, saillante sur les deux faces, faiblement pubescente à glabre sur les deux faces (sauf au sommet de la face inférieure). Nervures secondaires 8-11 paires, saillantes sur les deux faces (beaucoup plus sur la face supérieure), ascendantes, peu ou pas arquées, s'anastomosant très près du bord du limbe, 1-2 nervures subbasales dans la moitié proximale submarginales. Nervilles en réseau lâche, à mailles polygonales de grande taille souvent allongées.

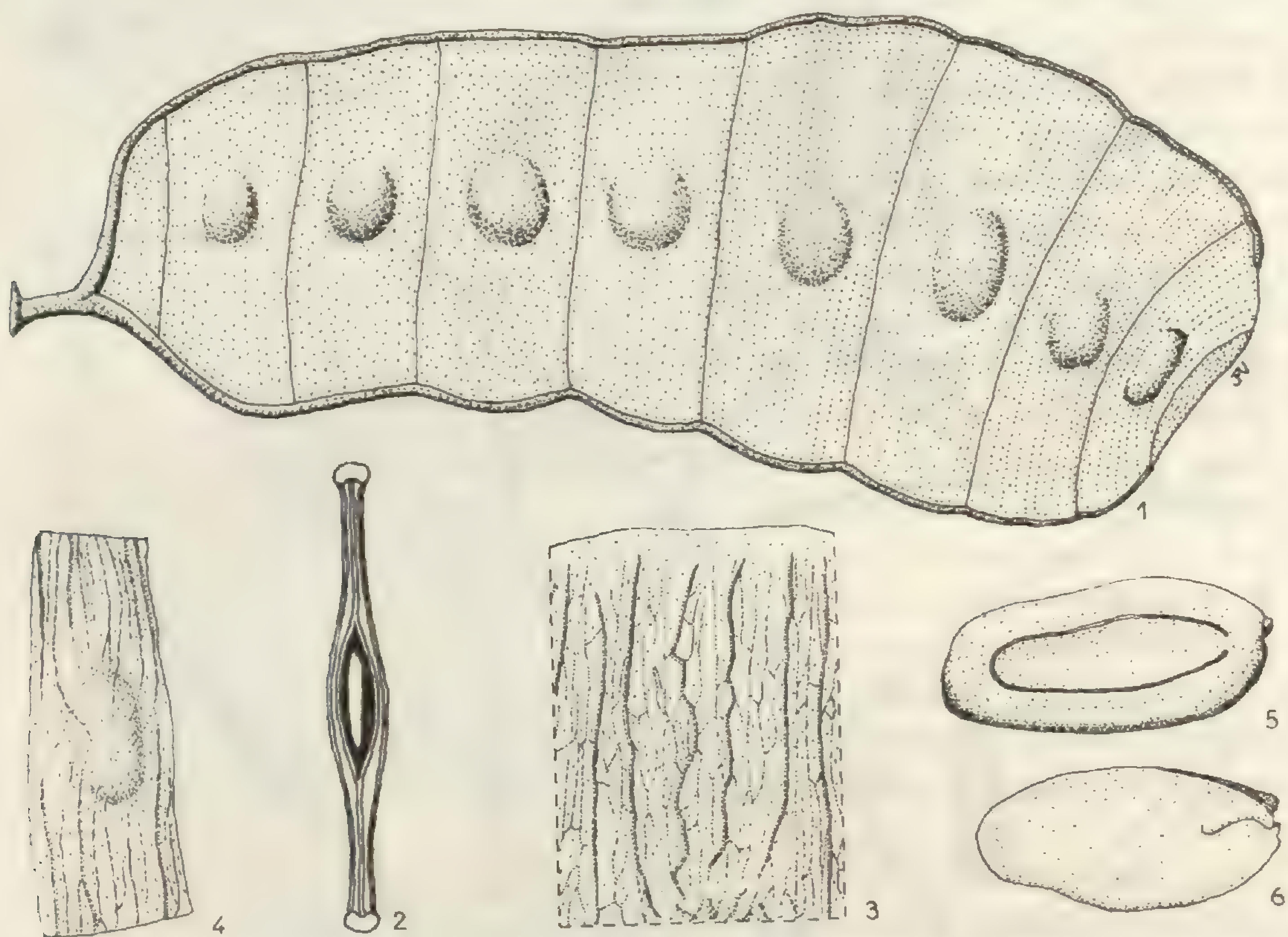
Inflorescence en panicule terminale de grappes solitaires ou fasciculées par 2. Axe de la panicule sillonné et très courtement pubescent surtout dans les sillons (poils dressés). Axes des grappes sillonnés longitudinalement et pubescents à poils ± dressés, long de 7-9,5 cm. Bractées pubescentes, très étroitement triangulaires à linéaires, longues de 1-1,75 mm ; sommet très aigu. Bouton floral oblongoïde à étamines avec des filets enroulés en spirale autour du pistil, style replié. Fleur ⚥ pentamère, jaune verdâtre sur le vivant. Pédicelle glabre, long de 0,50 à 0,75 mm, à zone d'abscission médiane. Calice glabre à faiblement pubescent au sommet des lobes (difficilement observable), obconique, long de 1-1,25 mm ; lobes libres deltoïdes longs de 0,1-0,2 mm, sommet aigu. Pétales glabres sur les deux faces, elliptiques à faiblement obovoïdes, 3-3,25 × 0,6-0,8 mm, sommet aigu le plus souvent réfléchi vers l'intérieur, adnés aux étamines. Étamines 10, soudées à la base en disque charnu long de 0,75-1 mm ; filet libre long de 3-5 mm, s'élargissant progressivement et brusquement rétréci au sommet ; anthère ellipsoïde oblongoïde, longue de 0,5 mm, à connectif se prolongeant par une glande globuleuse de petite taille à pédicule grêle. Ovaire à stipe long de 0,3 mm, glabre, oblongoïde, long de 1,5-1,8 mm, contenant au moins 12 ovules ; style glabre, long de 3-3,5 mm, à stigmate obscur ou légèrement renflé, faiblement tubuleux.

Lomentum glabre, à stipe ligneux long de 1,5 cm, subcoriace à coriace, oblong, 20-29 × ± 8 cm, droit à faiblement arqué, marron noirâtre à gris foncé ± luisant sur le sec, à nervation parallèle faiblement saillante dense s'atténuant très fortement sur les renflements des graines. Exocarpe se séparant de l'endocarpe. Graines 8-9, noires, mates, oblongues ellipsoïdes à ellipsoïdes, 1,65-1,85 × 0,90-0,95 cm ; aréole centrale, étroite presque aussi longue que la graine : 10,5-12 × 2,25-3,5 mm. Embryon elliptique, 1,7 ×



Pl. 1. — **Entada camerunensis** Villiers : **1**, appareil végétatif et florifère × 1/2 ; **2**, détail d'un nœud × 1 ; **3**, coupe transversale du pétiole (schéma) ; **4**, coupe transversale du rachis (schéma) ; **5**, coupe transversale de l'axe de la penne (schéma) ; **6**, stipelles × 4,5 ; **7**, foliole, face sup. × 1,5 ; **8**, détail face sup. de la foliole × 2,8 ; **9**, détail face inf. de la foliole × 2,8 ; **10**, bractée × 14 ; **11**, bouton floral × 5 ; **12**, fleur × 5 ; **13**, diagramme ; **14**, lobe d'un sépale × 18 ; **15**, pétale × 8,3 ; **16**, disque staminal × 12,5 ; **17**, anthère × 17 ; **18**, pistil × 8. (*Jacques-Félix 3519*).

0,8 cm, à cotylédons elliptiques, non charnus, à nervation parallèle peu dense visible uniquement à la face interne dans la moitié supérieure, à base échancrée à bords se recouvrant.



Pl. 2. — **Entada camerunensis** Villiers : **1**, lomentum × 1/2 ; **2**, fruit en coupe transversale (schéma) ; **3**, détail de la nervation de l'exocarpe × 2,5 ; **4**, article du lomentum et nervation de l'endocarpe × 1/2 ; **5**, graine × 1,8 ; **6**, embryon × 1,6. (*Letouzey 3534*).

L'échantillon *Letouzey 3534* présente des fruits dont l'exocarpe est détaché de l'endocarpe. Ce fait, plus la présence d'une glande au sommet de l'anthère permet de placer cette nouvelle espèce dans la section *Neoentada* Harms du sous-genre *Entada*.

E. camerunensis montre de nettes affinités avec *E. mannii* (Oliv.) Tisser. ; mais la forme des folioles, leur taille décroissante du sommet vers la base, la nervation très nette des folioles sont des caractères bien distinctifs.

Les différences sont plus évidentes avec les autres espèces de la section *Neoentada*. *E. abyssinica* Steud. ex A. Rich. et *E. africana* Guill. & Perr. ont un port et un appareil végétatif ne pouvant être confondus avec la nouvelle espèce. *E. chrysostachys* (Benth.) Drake s'en distingue par ses axes et ses folioles entièrement pubescents. *E. leptostachys* Harms montre des bases de penne très élargies, des folioles avec une pubescence plus ou moins dressée à la face inférieure et une moitié inférieure basale du limbe beaucoup plus arrondie et importante, une inflorescence en court panicule de grappes solitaires à fleurs nettement plus petites. *E. bacillaris* F. White et *E. arenaria* Schinz présentent des folioles très coriaces, à nervation dense et très saillante, à pubescence souvent dense et dressée ;

en outre les dimensions des limbes sont beaucoup plus grandes pour *E. bacillaris*. La couleur violette des fleurs sur le vivant, une inflorescence en grappe solitaire, et une nervation invisible sur les folioles sont les caractères séparateurs les plus importants avec *E. mossambicensis* Torre.

Par son appareil végétatif *E. camerunensis* peut se comparer à *E. stuhlmannii* (Taub.) Harms ; mais celui-ci possède souvent des vrilles terminant les feuilles ainsi que des folioles glabres. De même il ressemble à *E. wahlbergii* Harv., mais ici aussi on peut rencontrer des vrilles et des folioles glabres dépourvues de nervation secondaire et tertiaire bien visibles.

Il faut noter la variabilité de la pubescence de la face supérieure des folioles. Sur les feuilles jeunes ou de rejet, elle apparaît peu dense, peu visible ou presque inexistante (*Letouzey 3512*) ; par contre sur les individus âgés, elle peut être très dense et bien visible (*Jacques-Félix 3519*).

E. camerunensis se rencontre actuellement uniquement au Cameroun, dans les savanes périforestières où il se développe sur les broussailles et dans les galeries forestières au voisinage des cours d'eau.

Matériel étudié : *Jacques-Félix 3519*, Meiganga-Bétaré Oya, fl., juill., P! ; *Letouzey 3512*, N Touraké (feuille IGN Deng Deng), stér., févr., P! ; *3534*, riv. Bayo, W Kongolo, fr., févr., P!.

BIBLIOGRAPHIE

Brenan, J. P. M., 1955. — Notes on Mimosoideæ : I. *Kew Bull.* 10 (2) : 161-170.

Brenan, J. P. M., 1959. — *F.T.E.A.*, Legum.-Mimos. : 9-19, fig. 2, 3.

Brenan, J. P. M., 1966. — Notes on Mimosoideæ : XI. *Kew Bull.* 20 (3) : 361-378.

Brenan, J. P. M., 1970. — *Fl. Zambes.* 3 (1) : 13-23, *tab. 2, 3.*

Gilbert, G. & Boutique, R., 1952. — *Fl. Congo b. et R.U.* 3 : 203-208, 220-223, pl. 14.

Keay, R. W. J., 1958. — *F.W.T.A.*, ed. 2, 1 (2) : 490-492, fig. 156.

Oliver, D., 1871. — *F.T.A.*, Mimosæ, 2 : 325-328.

Ross, J. H., 1975. — *Fl.S.Afr.* 16 (1) : 150-155, fig. 23.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia*, nos 3-4 : 199-214.

Structure et écologie de quelques formations herbeuses non inondées de l'Ouest de la Haute-Volta

B. Toutain & K. J. Nyuiadzi

Résumé : Mettant à profit l'étude d'une petite région soudanienne dans le but appliqué de l'aménagement des pâturages, les auteurs décrivent la structure des principales formations herbeuses non inondées et font une interprétation des caractères structuraux observés en établissant des relations avec les facteurs du milieu. Les types de végétation décrits appartiennent à deux grands types structuraux qui sont en relation étroite avec les grands traits de la géomorphologie. Les actions humaines comme les feux de brousse et le surpâturage jouent un rôle important dans la structure et dans l'équilibre entre les peuplements herbacés et ligneux. Les auteurs concluent sur les avantages de ce mode d'approche de la végétation pour certaines études pastorales.

Summary : While surveying a small sudanese area in order to set up a ranch, the authors studied the structure of the main non-flooded herbaceous formations. The structure of the formations was studied in relation to the environment factors. The vegetation types have been classified into two broad groups which are in close connection with the great geomorphological features. Human interferences such as burning and overgrazing play an important part in the vegetation structure and the balance struck between the herbaceous and ligneous populations. This vegetation survey method could be used with profit in some range studies.

Bernard Toutain, Institut d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort Cedex, France.
K. J. Nyuiadzi, B.P. 3931, Lomé, Togo.

La végétation d'une petite région proche de Samorogouan dans l'Ouest de la Haute-Volta a été explorée et décrite au moment de la mise en place d'un ranch d'élevage (Toutain, 1979). La méthode retenue pour distinguer et caractériser les différentes communautés végétales et les différents pâturages s'est inspirée des méthodes phytosociologiques et écologiques communément employées (décrites *in* Boudet, 1975). Parallèlement, la structure des formations herbeuses non inondées a été relevée selon la méthode structurale mise au point par Descoings (1971) dans le but de compléter la description des formations végétales et d'introduire de nouveaux éléments d'analyse relative avec les conditions du milieu.

SITUATION ET MILIEU

Localisation

Samorogouan est à 125 km par la route à l'Ouest de Bobo-Dioulasso. Le ranch se trouve à 12 km au Sud de Samorogouan et s'étend sur la rive gauche de la rivière Pandia, affluent de la Volta Noire, sur 22 km de longueur et 8 à 10 km de largeur. Il couvre environ 20 000 ha.

Climat

La région de Samorogouan est située en climat soudanien, à la limite entre les climats de type sahélo-soudanien et soudano-guinéen. Il tombe habituellement entre 1000 et 1100 mm de pluie chaque année. Les mois les plus arrosés sont juillet et août, mais la saison des pluies dure six mois et demi, de la mi-avril à la fin octobre. La saison sèche s'étend sur plus de cinq mois, de novembre à début avril. La période de végétation active est de 145 jours dans la région de Bobo-Dioulasso, de la mi-mai à la mi-octobre, soit près de 5 mois.

Géologie

La région a pour substrat les formations sédimentaires de la synéclise de Taoudéni formée il y a 1300 millions d'années et qui ont été plus ou moins métamorphisées. Le ranch repose en majeure partie sur les schistes de Toun : grès schisteux, grès ferrugineux très fins et schistes argileux prédominants avec quelques lits de jaspe et de dolomie. Ces formations schisteuses sont très altérables. Dans la partie ouest et en bordure de la Pandia affleurent les grès roses avec de petites intercalations dolomitiques (Hottin & Ouedraogo, 1975).

Géomorphologie

Les formations indurées latéritiques sont fréquentes dans la région de Samorogouan. Elles forment des plateaux étendus, plats ou en pente très légère, surélevés par rapport à l'altitude moyenne. Un tel plateau cuirassé forme l'ossature médiane du ranch. Ses bords nets, en élévation de plusieurs mètres au-dessus des versants, sont marqués par des éboulis de latérite démantelée. Ce plateau est entaillé par des marigots prenant naissance dans de larges têtes de thalweg en forme de croissant puis s'échappent par des vallées étroites.

Les glacis versants s'étendent en pente douce, au sud, jusqu'à la rivière Pandia dont le cours permanent entretient deux hautes berges et au nord, vers des vallées marquées par des oueds qui s'élargissent au-delà des limites du ranch pour former le bas-fond marécageux de Souri.

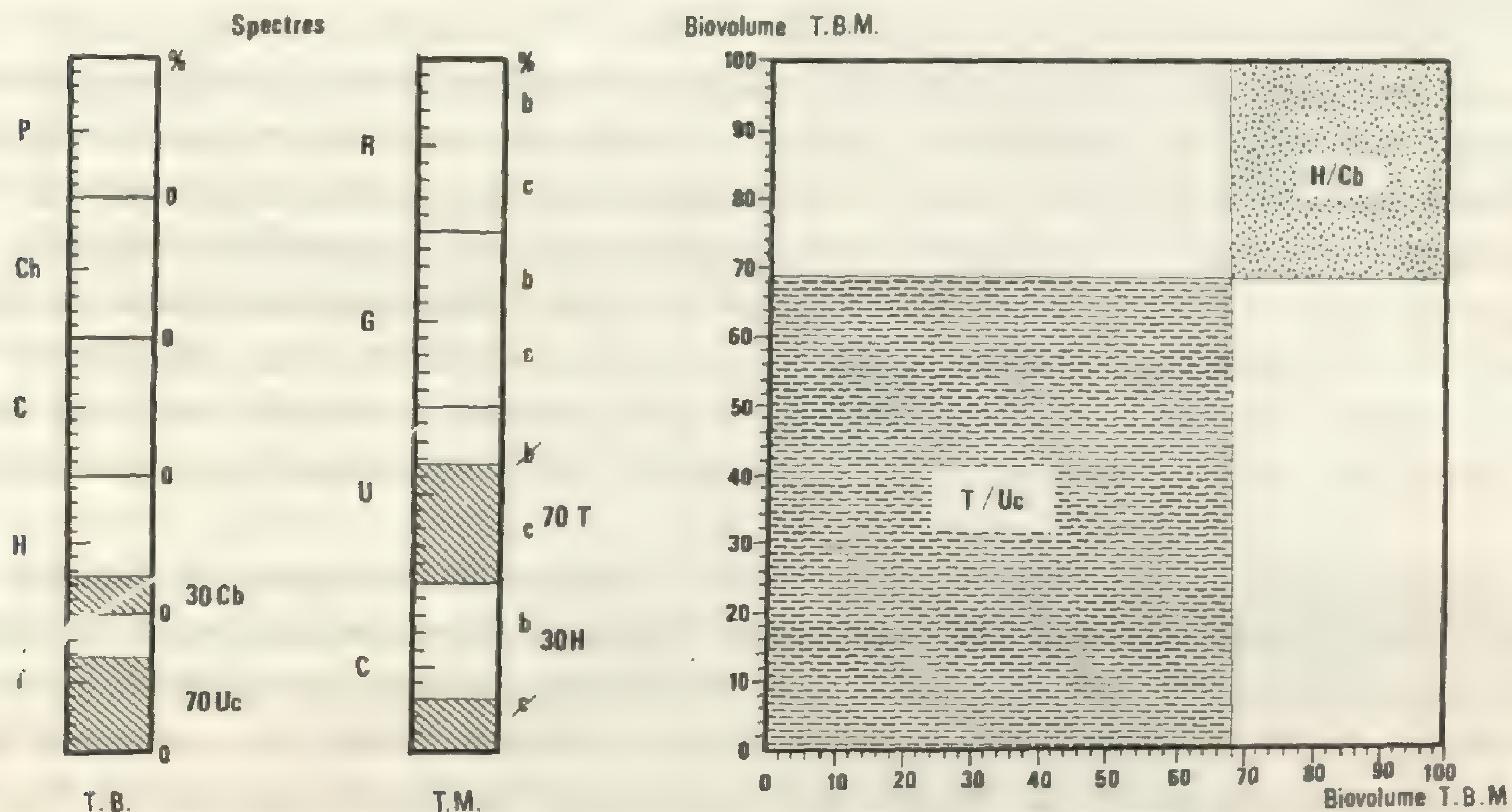
Pédologie

Sur le plateau cuirassé, le sol est généralement très mince et appartient à la classe des sols peu évolués. Les parties dépressionnaires sont comblées par des éléments fins sur une

FICHE STRUCTURALE DE FORMATION HERBEUSE

Pays HAUTE-VOLTA Date 19.11.78 Auteurs TOUTAIN et NYUIADZI n° 78 E

Diagnose Formation herbeuse mixte (T/Uc et H/Cb) pluristrate élevée ouverte non boisée



Bv. A.T. : 52 m^3/are

Bm : 25 Kg /are



Diagramme de stratification
PEUPLEMENT LIGNEUX
R.A.T. : 0 %
Densité : 0 Pieds/are

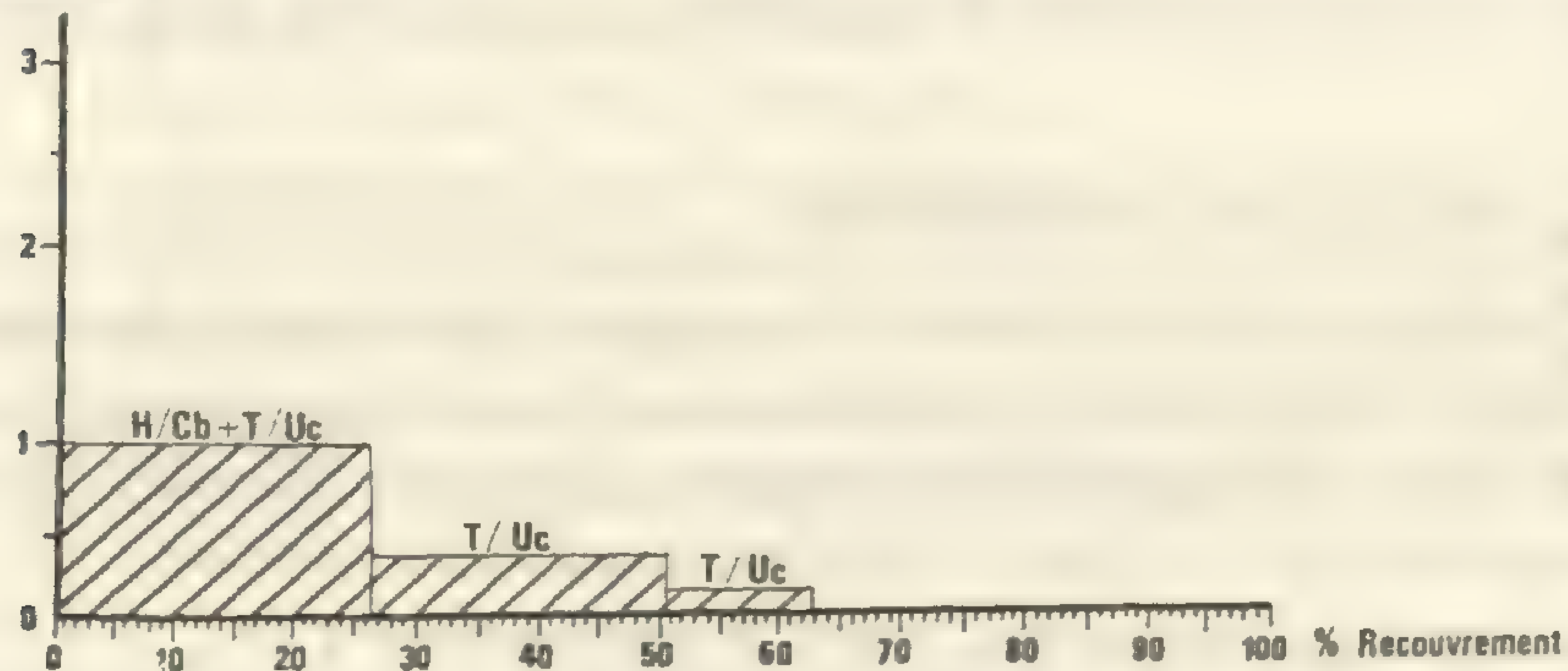


Diagramme de stratification
PEUPLEMENT GRAMINOIDE
R.A.T. : 63 %

Phorbes : 1 %

profondeur allant jusqu'à 50 cm. Le mauvais drainage, dû à la finesse de la texture et à la présence de la cuirasse sous-jacente qui forme un horizon d'arrêt, crée des conditions temporairement asphyxiques avec évolution vers les sols à pseudogley.

Les glacis versants sont sablo-limoneux, plus ou moins enrichis en gravillons ferrugineux. Les sols, d'épaisseur variable selon la pente et la position topographique, se rattachent aux sols ferrugineux tropicaux.

Végétation

La région entre dans le domaine de la savane soudanienne. Un tapis graminéen haut, composé en majorité de graminées vivaces (*Andropogoneæ*) couvre presque entièrement le sol. Des arbres, des arbustes et des arbrisseaux dispersés forment une strate discontinue ou clairsemée. Rivières et marigots sont bordés par une végétation arborée. La prairie marécageuse ou la savane herbeuse occupent les bas-fonds temporairement inondés.

Près de 350 espèces ont été inventoriées sur le ranch et dans les abords immédiats (Toutain, 1979). La richesse floristique n'est pas grande, mais elle reste du même ordre de grandeur que ce que d'autres études dans le même secteur phytogéographique ont révélé.

Les plantes herbacées effectuent leur cycle complet de croissance et de développement au cours de la période active de la végétation. Pendant la saison sèche, les plantes vivaces maintiennent une activité photosynthétique réduite dépendant des disponibilités hydriques du sol. Beaucoup d'espèces ligneuses fleurissent en saison sèche. Les arbres à feuilles persistantes ont généralement une feuillaison au cours de la deuxième moitié de cette même saison. Les ligneux à feuilles caduques débourrent avant la saison des pluies.

Les altérations de la végétation et notamment l'appauvrissement de la flore qui pourraient résulter des activités humaines sont peu apparentes, sauf aux abords immédiats des villages ou à l'emplacement des anciens villages. L'élément le plus marquant résulte du passage périodique des feux qui donne à la savane sa physionomie actuelle et maintient l'équilibre entre le tapis herbacé et les ligneux.

DESCRIPTION DES FORMATIONS

Dans l'ensemble des groupements végétaux qui ont été distingués, seules les formations herbeuses non inondées ont été étudiées du point de vue de leur structure.

Formation herbeuse à *Andropogon pseudapricus*

Le tapis herbacé est pratiquement continu. La strate dominante mesure environ 1 m de hauteur. Les deux strates inférieures bien distinctes, l'une basse (40 cm de hauteur) et l'autre rase (15-20 cm) qui sont mélangées à la première, donnent à l'ensemble un aspect peu régulier. En fait, le recouvrement se situe habituellement entre 50 et 65 %. L'espèce dominante *Andropogon pseudapricus* est mêlée, selon l'épaisseur du sol, à d'autres graminées annuelles et à des pérennes, en particulier *Loudetia simplex* et *Ctenium newtonii*.

La strate moyenne est constituée en majorité par *Elionurus elegans* et la strate la plus basse par *Microchloa indica*.

Les ligneux sont pratiquement absents de la formation herbeuse. Seuls quelques arbustes émergent çà et là : *Combretum glutinosum*, *Acacia macrostachya*. Les arbres sont regroupés sur le pourtour des plages herbeuses en boqueteaux qui ont une structure de forêt sèche et représentent une formation distincte avec un couvert herbacé très lâche, de structure et de composition différentes.

Sur le plan structural, cette formation herbeuse est caractérisée par le type biomorphologique thérophyte uniculmaire (T/Uc). Il est mélangé à des espèces hémicryptophytes de type cespiteux basiphylle (H/Cb). Quelques phorbes [1] sont présentes.

Les aspects caractéristiques de la structure sont l'absence de peuplement ligneux, la hauteur du tapis graminéen qui n'excède pas 1 m, son étagement en 3 strates, la présence en mélange des deux types biomorphologiques T/Uc et H/Cb et les valeurs faibles des paramètres de la structure (fiche structurale n° 78 E).

Cette formation est exclusivement présente sur le plateau cuirassé. Le sol est très peu épais. L'horizon meuble n'a que 5-10 cm de profondeur. Il est très riche en gravillons provenant de la désagrégation de la cuirasse sous-jacente. Ce sol ne peut constituer qu'une très faible réserve hydrique et rend les plantes étroitement dépendantes du régime des pluies. La période de végétation s'arrête en même temps que la saison pluvieuse.

La plupart des plantes ont un cycle court et sont du type biologique thérophyte. Les graminées hémicryptophytes présentes (type morphologique cespiteux basiphylle) sont adaptées à une longue et très stricte saison sèche. Le dessèchement intervient tôt, ce qui permet le passage des feux dès le mois de novembre. Ces feux sont pratiquement annuels. Les espèces présentes sont pyrorésistantes et il n'y a pas d'accumulation de litière.

Formation herbeuse à *Anadelphia afzeliana*

La formation précédemment décrite n'occupe qu'une partie du plateau cuirassé. Elle est mélangée à des formations herbeuses, plus riches en espèces vivaces, en un continuum aux limites imprécises. Avec l'augmentation de la profondeur du sol, on passe à une formation herbeuse à *Andropogon ascinodis*, non décrite ici, avec *Loudetia simplex* et *L. togoensis*, puis à la formation herbeuse à *Anadelphia afzeliana*.

Le tapis herbacé est continu, fermé, et ne dépasse par 1,8 m de hauteur. *Anadelphia afzeliana*, pérenne, domine nettement la strate la plus haute. Elle est accompagnée de quelques grandes annuelles (*Andropogon fastigiatus*). La strate moyenne est la plus développée et comprend des espèces vivaces (*Andropogon perligulatus*) et annuelles (*Loudetia togoensis*). La strate basse, avec *Schizachyrium brevifolium* est très discontinue.

Les hémicryptophytes cespiteuses de type cauliphylle (H/Cc) sont dominantes et se substituent à celles de type basiphylle (H/Cb) des formations plus sèches. Une bonne proportion des thérophytes uniculmaires (T/Uc) subsiste encore, mais ce ne sont généralement pas les mêmes espèces. Les phorbes sont absentes.

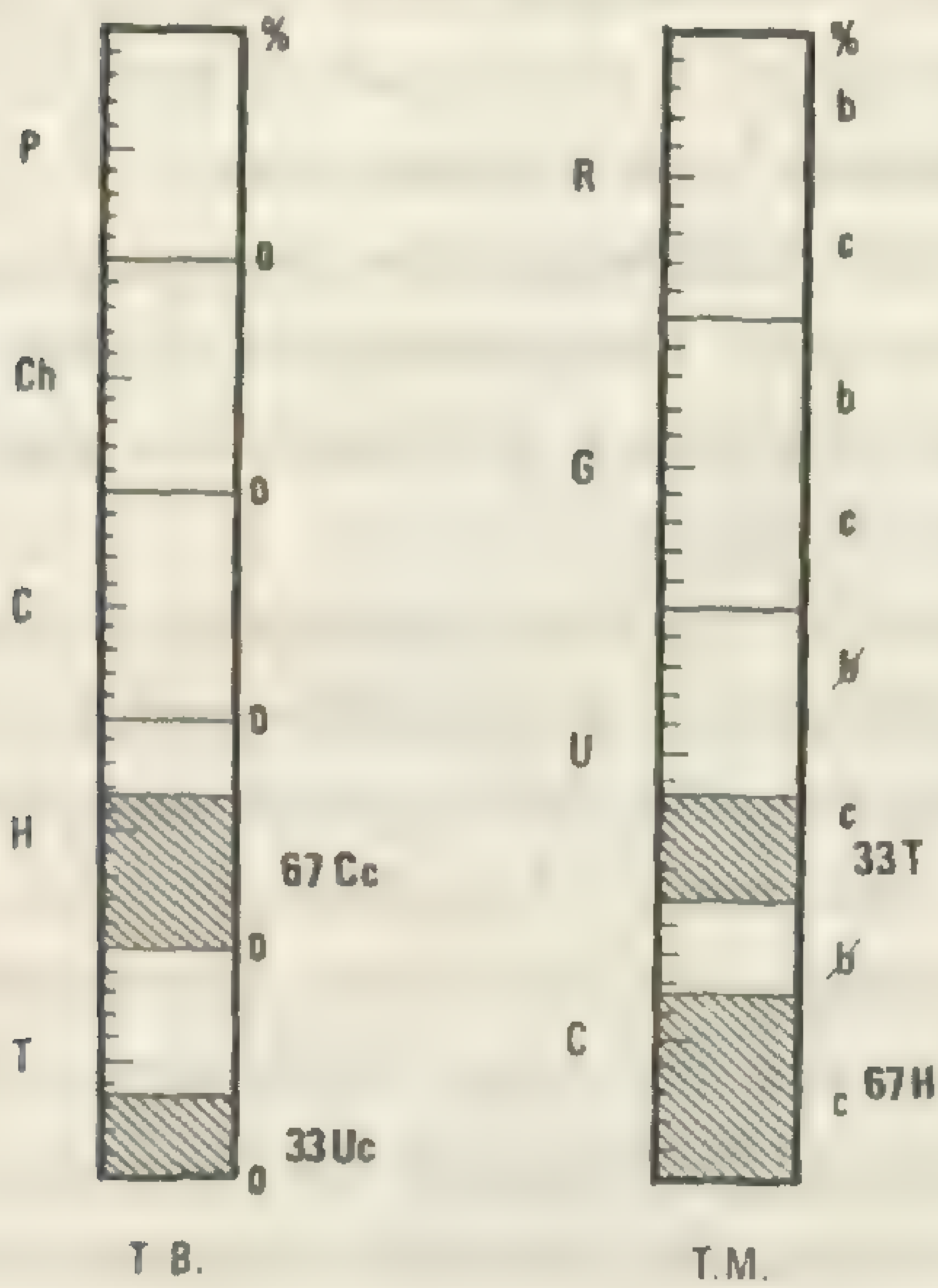
Les ligneux sont très disséminés ou absents. Les rares espèces présentes sont habi-

1. Le mot « phorbe » est un néologisme formé par Descoings (1976) qui désigne toute plante herbacée non graminoïde.

FICHE STRUCTURALE DE FORMATION HERBEUSE

Pays HAUTE-VOLTA Date 14.11.78 Auteurs TOUTAIN et NYUIADZI N° 78 F

Diagnose Formation herbeuse mixte (T/Uc et H/Cc) pluristrate haute fermée non boisée



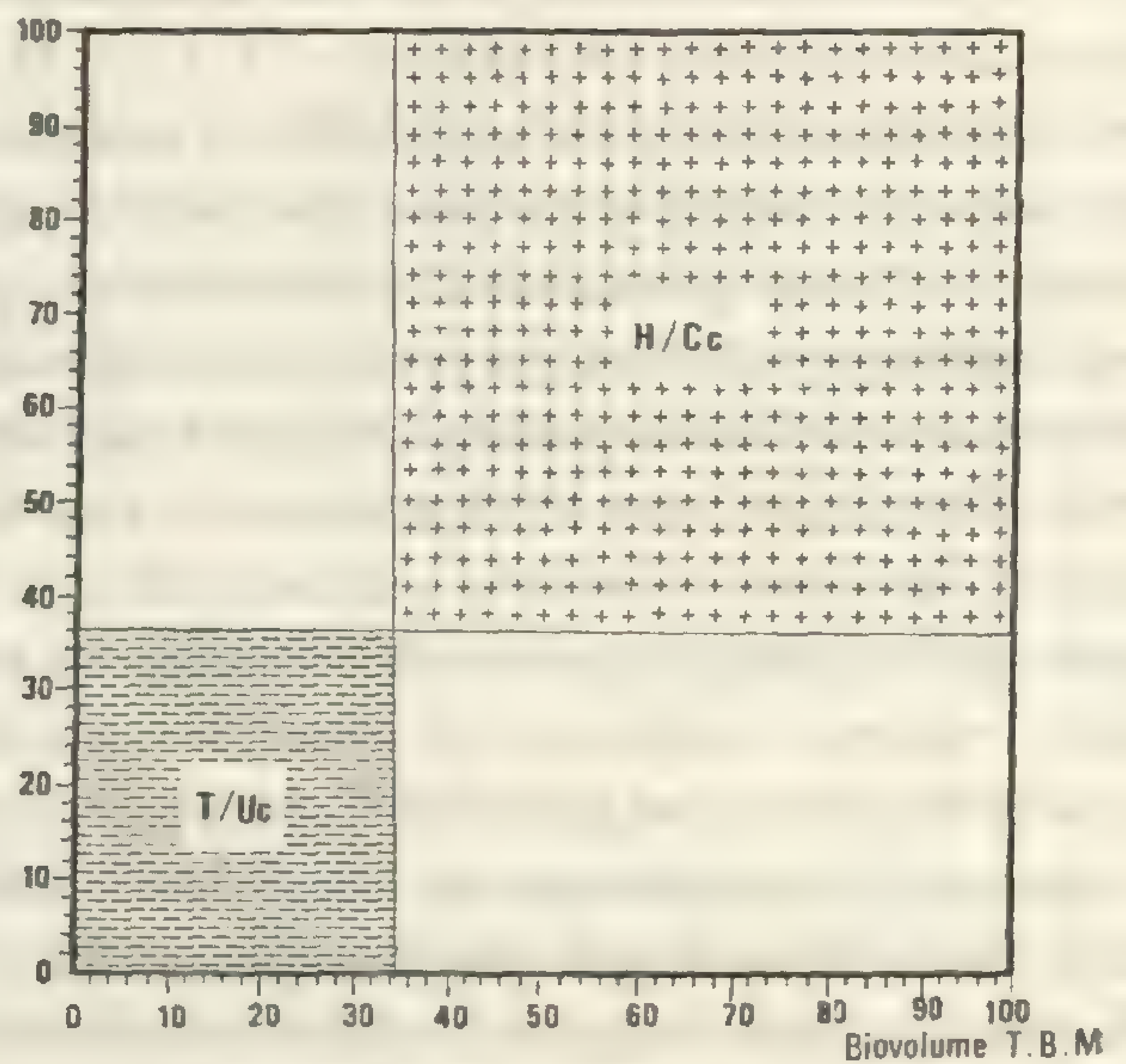


Diagramme biomorphologique

Bv. A.T. : 261 m³/are

Bm : 45 Kg/are

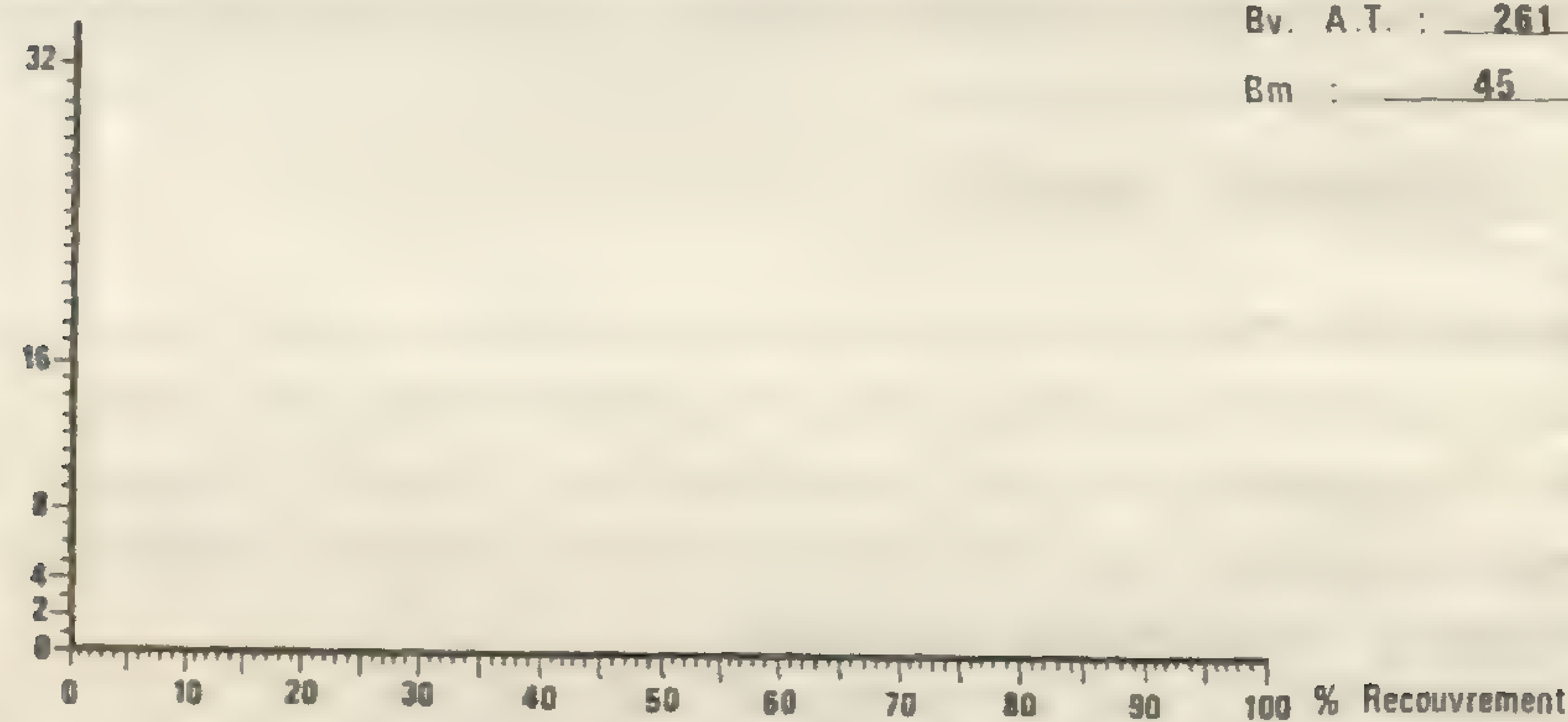


Diagramme de stratification
PEUPLEMENT LIGNEUX
R.A.T. : 0 %
Densité : 0 Pieds/are

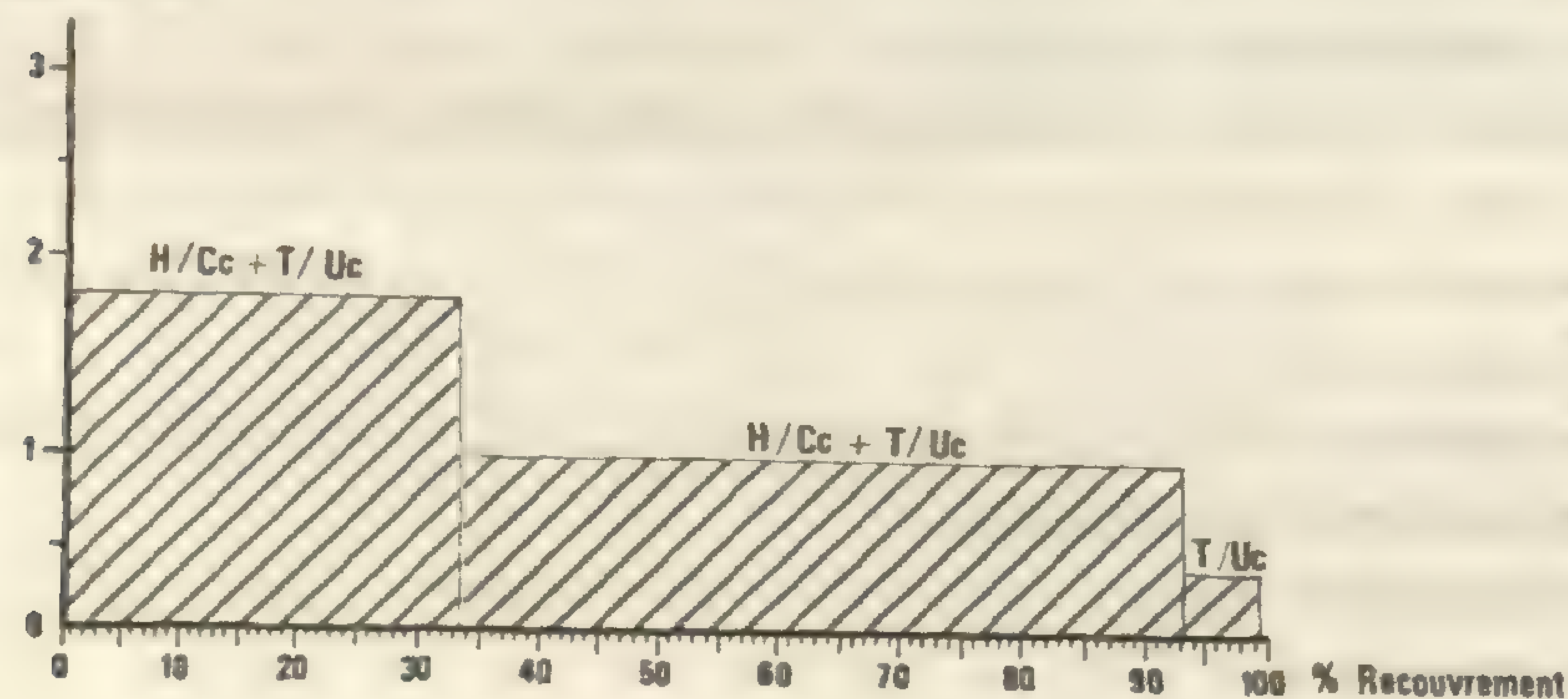


Diagramme de stratification
PEUPLEMENT GRAMINOÏDE
R.A.T. : > 100 %

Phorbes : 0 %

tuelles sur les cuirasses (*Acacia macrostachya, Combretum spp.*) ou bien reflètent la forte humidité temporaire (*Nauclea latifolia*).

Les caractères structuraux sont portés sur la fiche 78 F. Les particularités de cette formation sont l'absence de peuplement ligneux, la hauteur et le recouvrement du tapis herbacé, la présence de 3 strates, le mélange de deux types biomorphologiques T/Uc et H/Cc et en particulier la présence du premier et les valeurs plutôt fortes des paramètres de la structure.

Le sol est relativement profond puisque les horizons meubles, au-dessus de la cuirasse ferrugineuse, atteignent 50 cm. L'absence de drainage naturel conduit à une très forte humidité et même à l'engorgement pendant la saison des pluies. La durée de végétation est prolongée par une importante réserve hydrique mais quand cette dernière est épuisée, le sol reposant sur la cuirasse est totalement sec. Les espèces herbacées présentes doivent supporter l'asphyxie partielle du sol pendant la durée de la végétation active et un total flétrissement pendant 3 à 4 mois.

En somme, sur le plateau cuirassé, les formations herbeuses ont en commun la présence simultanée de deux types biologiques (thérophyte et hémicryptophyte), la composition en 3 strates, les plus hautes avec plantes annuelles et pérennes, les plus basses avec seulement des annuelles. Les deux formations caractéristiques diffèrent cependant sur plusieurs points : les compositions floristiques ne sont pas comparables, à quelques espèces près ; les hémicryptophytes sont à majorité basiphylles dans le premier cas, et cauliphylles dans le second ; la hauteur du tapis graminéen et la biomasse sont très différentes.

Formations arborées et boisées à *Andropogon ascinodis*

Le tapis herbacé est très haut : 1,8 m pour la strate principale et jusqu'à 2,5 m pour certaines graminées, avec un recouvrement dense. Il est constitué pour l'essentiel d'*Andropogoneæ* vivaces. La graminée *Andropogon ascinodis* est nettement dominante mais toujours accompagnée d'autres espèces, notamment *Schizachyrium sanguineum* lorsque le sol est peu profond et gravillonnaire, *Monocymbium ceresiiforme*, pratiquement toujours, *Andropogon gayanus* et *Hyperthelia dissoluta* lorsque le sol est profond, *Hyparrhenia smithiana* lorsque le sol est profond avec des caractères d'hydromorphie.

Le seul type biomorphologique représenté, en dépit de l'abondance d'espèces, est le type hémicryptophyte cespiteux cauliphylle (H/Cc). Il n'y a pas de phorbes.

Les peuplements ligneux forment 4 strates peu distinctes. L'importance et la composition de ces strates permettent de distinguer plusieurs variantes :

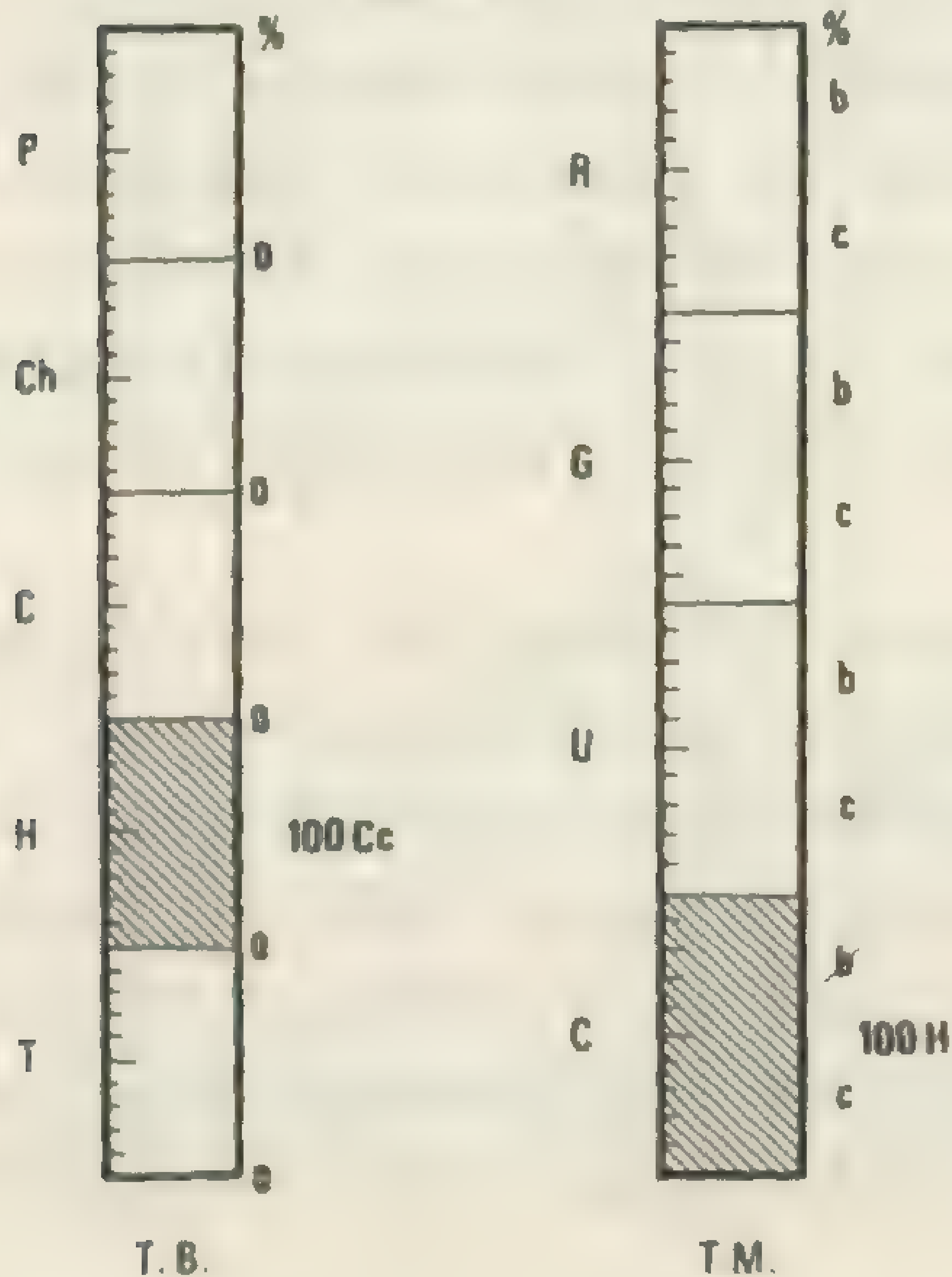
— La formation herbeuse arborée à *Daniellia oliveri* : les individus dispersés de cette espèce composent la strate la plus haute. L'essentiel du couvert revient aux arbustes, en particulier *Pteleopsis suberosa* et *Terminalia laxiflora*. Le recouvrement ligneux total dépasse rarement 25 %.

Le sol est limoneux ou limono-argileux hydromorphe à pseudogley et repose sur un horizon argileux compact situé à 30 cm de profondeur. Il occupe les têtes de thalweg élargies qui forment des cuvettes en légère pente dans le plateau cuirassé. La présence de *Daniellia oliveri* et de *Hyparrhenia smithiana* paraît liée à l'existence de l'horizon profond peu perméable et hydromorphe.

FICHE STRUCTURALE DE FORMATION HERBEUSE

Pays HAUTE-VOLTA Date 18.11.78 Auteurs TOUTAIN et NYUIADZI N° 78 C

Diagnose Formation herbeuse pure (H/Cc) bistrate très haute dense à peuplement ligneux pluristrate arboré bas lâche rapproché



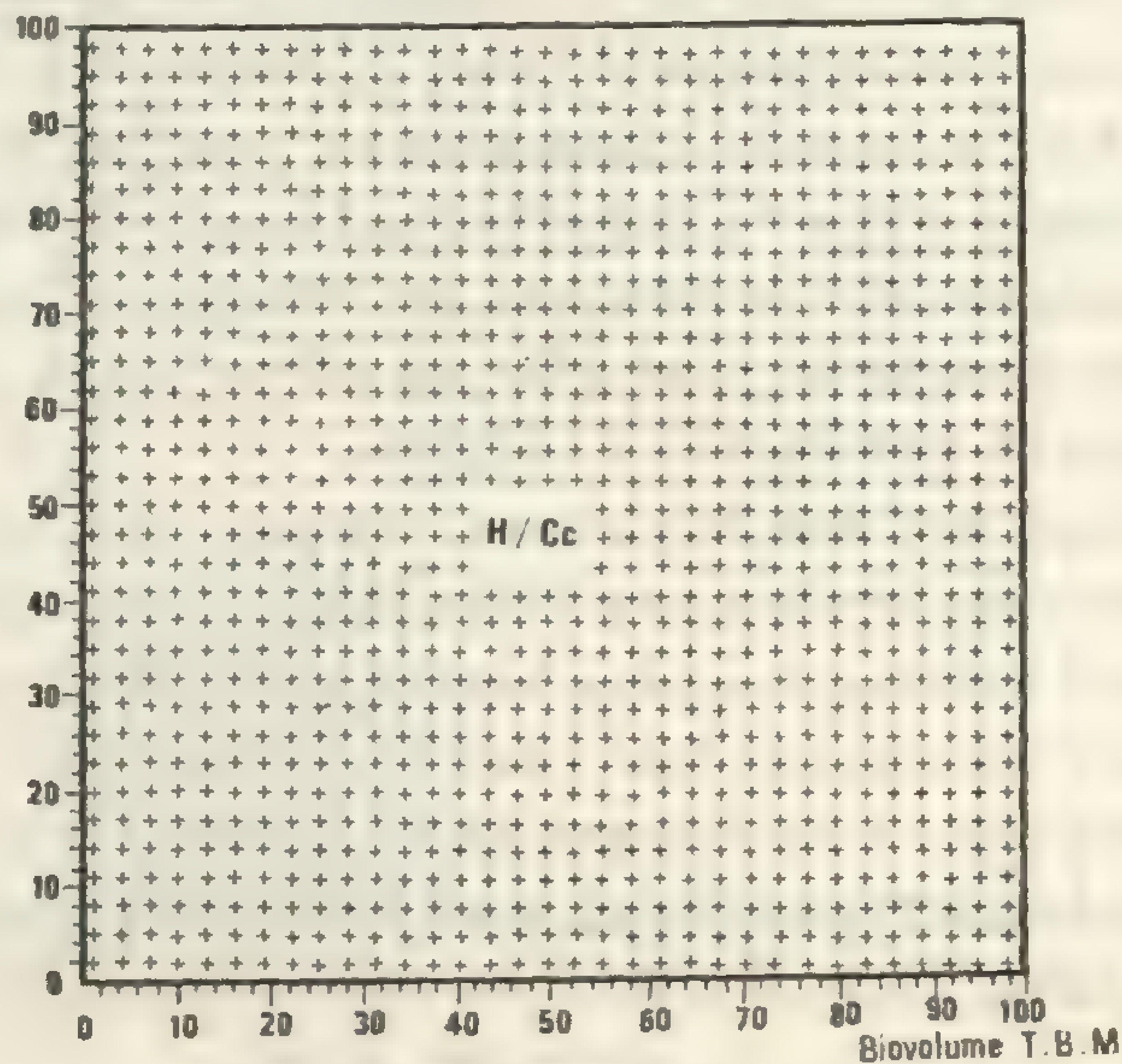


Diagramme biomorphologique

Bv. A.T. : 149 m^3/are

Bm : 38 Kg /are



Diagramme de stratification
PEUPLEMENT LIGNEUX
R.A.T. : 20 ± 4 %
Densité : 7,7 Pieds/are
et 12 rejets/are

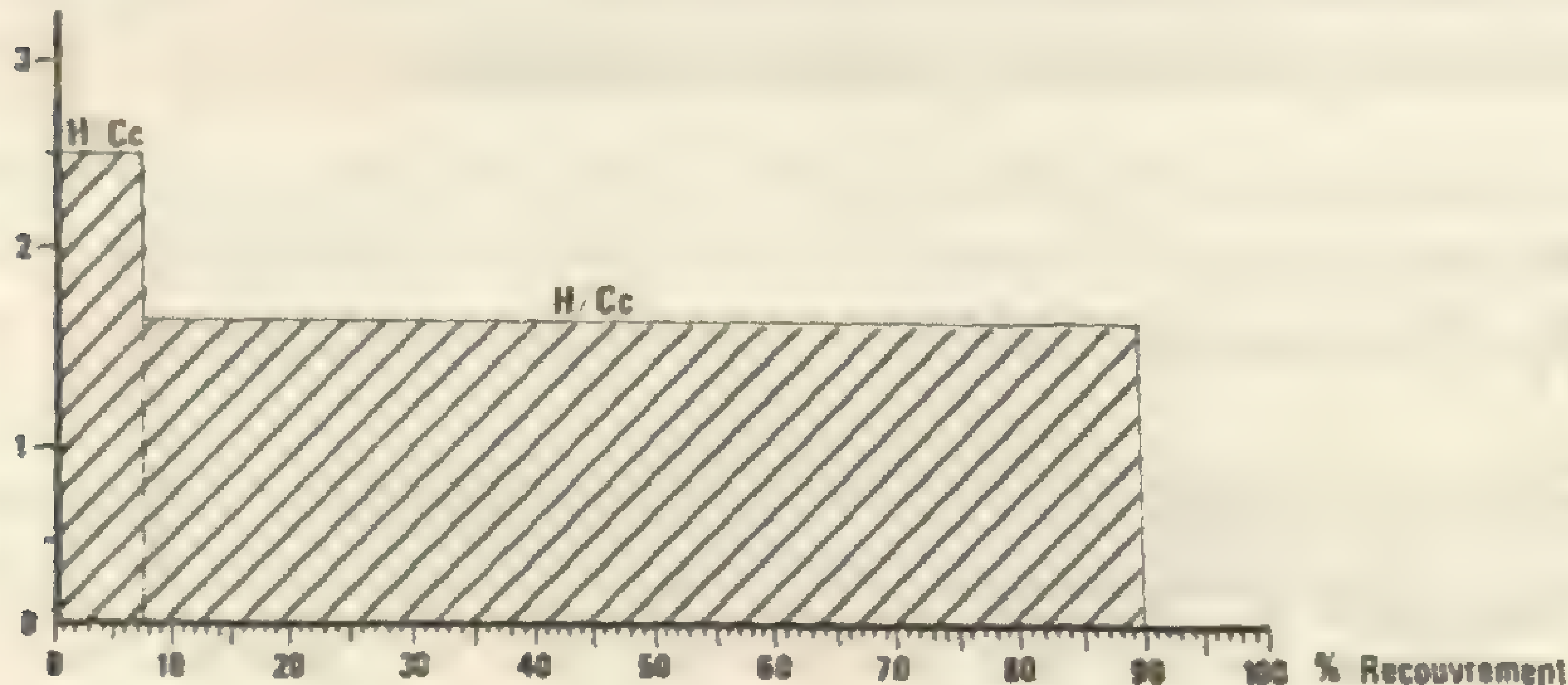


Diagramme de stratification
PEUPLEMENT GRAMINOIDE
R.A.T. : 90 %

Phorbes : %

— La formation herbeuse boisée à *Isoberlinia doka* : le recouvrement ligneux total dépasse 30 %. La plus haute strate avec *Isoberlinia* y participe pour près de la moitié. Beaucoup d'espèces sont présentes, quelques arbres et surtout des arbustes : *Pericopsis laxiflora, Opilia celtidifolia, Gardenia ternifolia.* Le sol est sableux, très gravillonnaire, bien drainé en raison de la pente. La carapace en cours de démantèlement se trouve entre 25 et 50 cm de profondeur. Les capacités de rétention en eau sont peu importantes de sorte que la biomasse du tapis graminéen n'est pas élevée (20 kg/are) et que le dessèchement des pailles se produit tôt en saison sèche. Les feux ne sont jamais violents. La présence d'*Isoberlinia doka* est liée à la cuirasse en cours de démantèlement.

— La formation herbeuse arborée à *Butyrospermum paradoxum* : le couvert ligneux est peu dense (recouvrement inférieur à 25 %). Il est dû pour l'essentiel à quelques arbres dispersés (*Burkea africana*) et surtout de petits arbres et des arbustes : *Butyrospermum paradoxum, Terminalia mollis, Terminalia laxiflora, Pericopsis laxiflora, Gardenia erubescens.* Le sol est sablo-limoneux, gravillonnaire assez bien drainé. Un horizon compact argilo-sableux se trouve entre 25 et 50 cm de profondeur. Cette formation qui occupe la plus grande partie des glacis versants est très étendue. Les réserves hydriques des sols permettent aux graminées vivaces de produire quelques repousses après les feux qui surviennent en décembre.

La fiche structurale 78 C de la savane à *Daniellia* illustre les caractéristiques de ces formations. Les traits remarquables sont la présence d'un couvert arboré et arbustif clair, la hauteur du tapis herbacé (1,8 m et 2,5 m de haut), l'importance de son recouvrement (70 à 90 %) et le seul type biomorphologique représenté (H/Cc).

ESSAI D'INTERPRÉTATION : INFLUENCES DU MILIEU

Le but de l'interprétation est de rechercher les relations entre les caractéristiques structurales précédemment décrites et les principales composantes écologiques. Il est apparu nécessaire de séparer les analyses de la végétation herbacée, sensible à des influences instantanées et de la végétation ligneuse, résultant d'un équilibre à long terme.

Végétation herbacée

Sur le *plateau cuirassé*, les formations herbeuses ont en commun la position topographique, l'absence ou la faiblesse de la pente et la présence en tant que substrat ou support de sol de la cuirasse ferrugineuse. Le sol n'est profond que dans les endroits où il y a eu accumulation de colluvions et le drainage en profondeur est très limité. La principale conséquence concerne le régime d'alimentation en eau des plantes : une fois que les réserves hydriques des horizons meubles sont épuisées, la plante flétrit sans qu'aucune ressource n'adoucisse les effets des périodes sans pluie.

Selon les capacités de ces réserves hydriques, le flétrissement intervient plus ou moins tôt après l'arrêt des pluies et la période sans végétation active dure plus ou moins longtemps :

— Dans les situations les plus arides ce stade intervient dès le mois de novembre. Comme les levées apparaissent vers le mois d'avril, la période sans végétation dure approximativement 5 mois. Il serait intéressant d'établir des comparaisons avec les structures des formations herbeuses situées dans des régions moins arrosées, sur des sols moins superficiels, avec par conséquent une période sans végétation équivalente. Quelques observations préalables révèlent déjà des similitudes.

— Dans les situations les plus favorables, le dessèchement des plantes herbacées est retardé par rapport à la fin des pluies. La période sans activité végétative n'est que de 4 mois environ. Le type de végétation est propre à ce secteur climatique et à ces conditions écologiques.

La présence des thérophytes s'explique par l'aridité du sol pendant la période sèche. Les espèces hémicryptophytes présentes sont liées aux sols saisonnièrement engorgés et hydromorphes et tolèrent en même temps les rigueurs de la saison sèche. La hauteur du couvert herbacé et la biomasse sont liées aux possibilités d'alimentation hydrique.

Sur *les versants*, la structure du couvert herbacé présente presque partout les mêmes caractéristiques. La hauteur du tapis graminéen, son étagement en 2 strates souvent peu distinctes, les valeurs du recouvrement et de la biomasse, la constance du type biomorphologique dominant sont les traits tout à fait communs des savanes soudaniennes de Haute-Volta qui reçoivent annuellement autour de 1000 mm de pluie. La composition floristique elle-même est assez uniforme.

La dominance du type biomorphologique des graminées H/Cc, pratiquement seul représenté, n'est pas seulement d'origine climatique : elle résulte aussi du passage quasi-annuel des feux de brousse.

Il faut remarquer que ces formations herbeuses à *Andropogon ascinodis* subissent des cycles de végétation active et de périodes sèches de même durée que celles à *Anadelphia afzeliana*. Les différences de structures et l'absence de graminées annuelles au profit des pérennes résultent des meilleures conditions d'alimentation en eau, notamment en saison sèche, à partir des horizons profonds des sols, ce qui permet d'abord une forte activité végétative sur un cycle assez long et ensuite une activité photosynthétique résiduelle pendant la saison sèche.

Végétation ligneuse

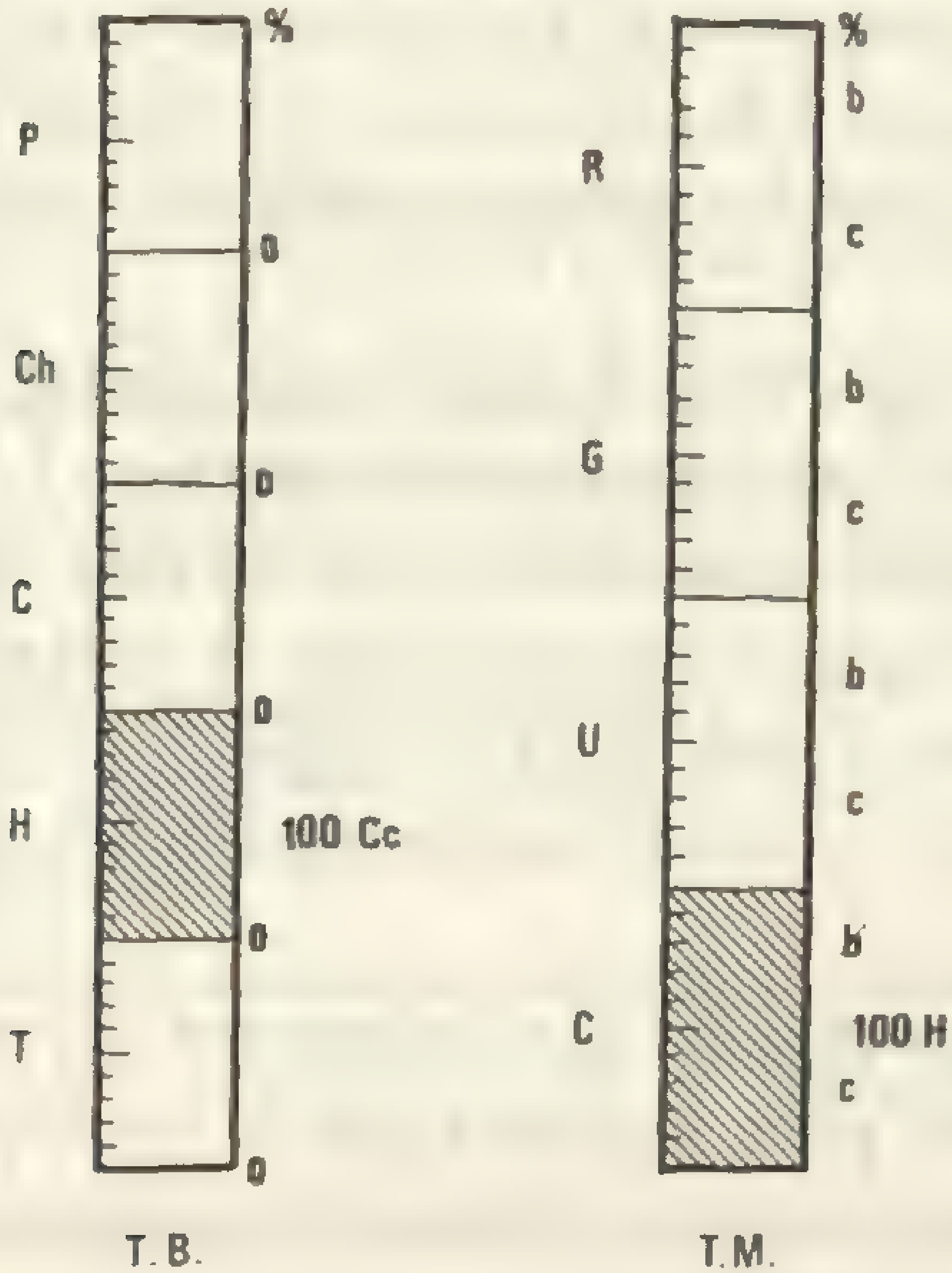
Les formations herbeuses, telles qu'elles sont définies par Descoings (1971) occupent la plus grande partie des superficies. Les formations boisées n'en font pas partie. Il en existe plusieurs cependant, en particulier les boqueteaux situés sur le plateau cuirassé ou en bordure de celui-ci, et les forêts ripicoles sur les berges inondables du nord du ranch ou le long de la rivière Pandia et de ses affluents. Sous les arbres, le tapis herbacé est discontinu et irrégulier et les graminoïdes n'y sont généralement pas en majorité. Bien que recouvrant des superficies limitées, ces formations boisées marquent le paysage et suggèrent que les facteurs du milieu physique sont favorables au développement des ligneux. Une première interprétation de la végétation ligneuse doit apporter quelques éléments de discussion.

FICHE STRUCTURALE DE FORMATION HERBEUSE

Pays HAUTE-VOLTA Date 14.11.78 Auteurs TOUTAIN et NYUIADZI N° 78 D

Diagnose Formation herbeuse pure (H/Cc) pluristrate haute ouverte à peuplement ligneux pluristrate arboré bas clair serré

Spectres



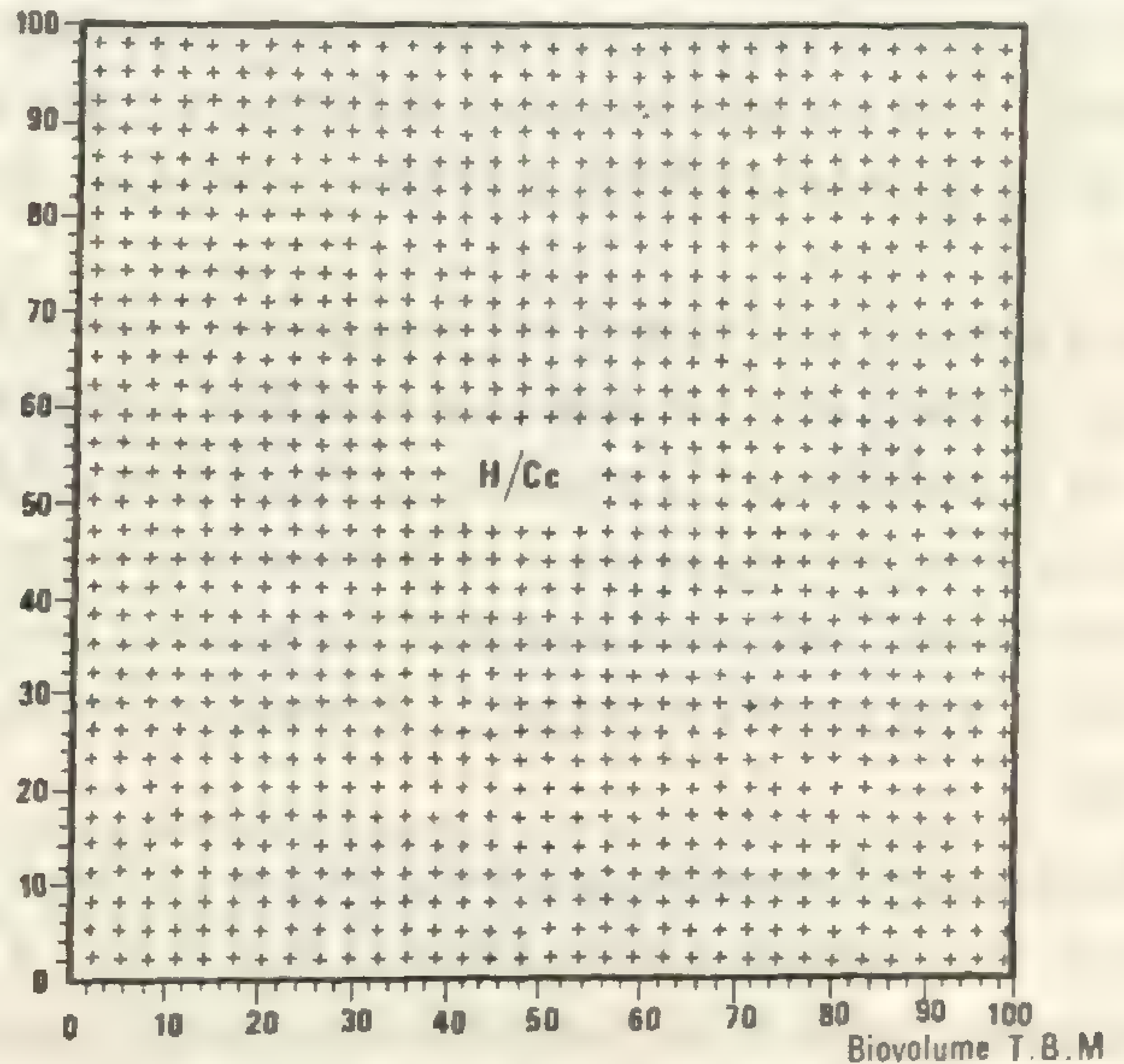


Diagramme biomorphologique

Bv. A.T. : 88 m^3/are

Bm : 15 Kg /are

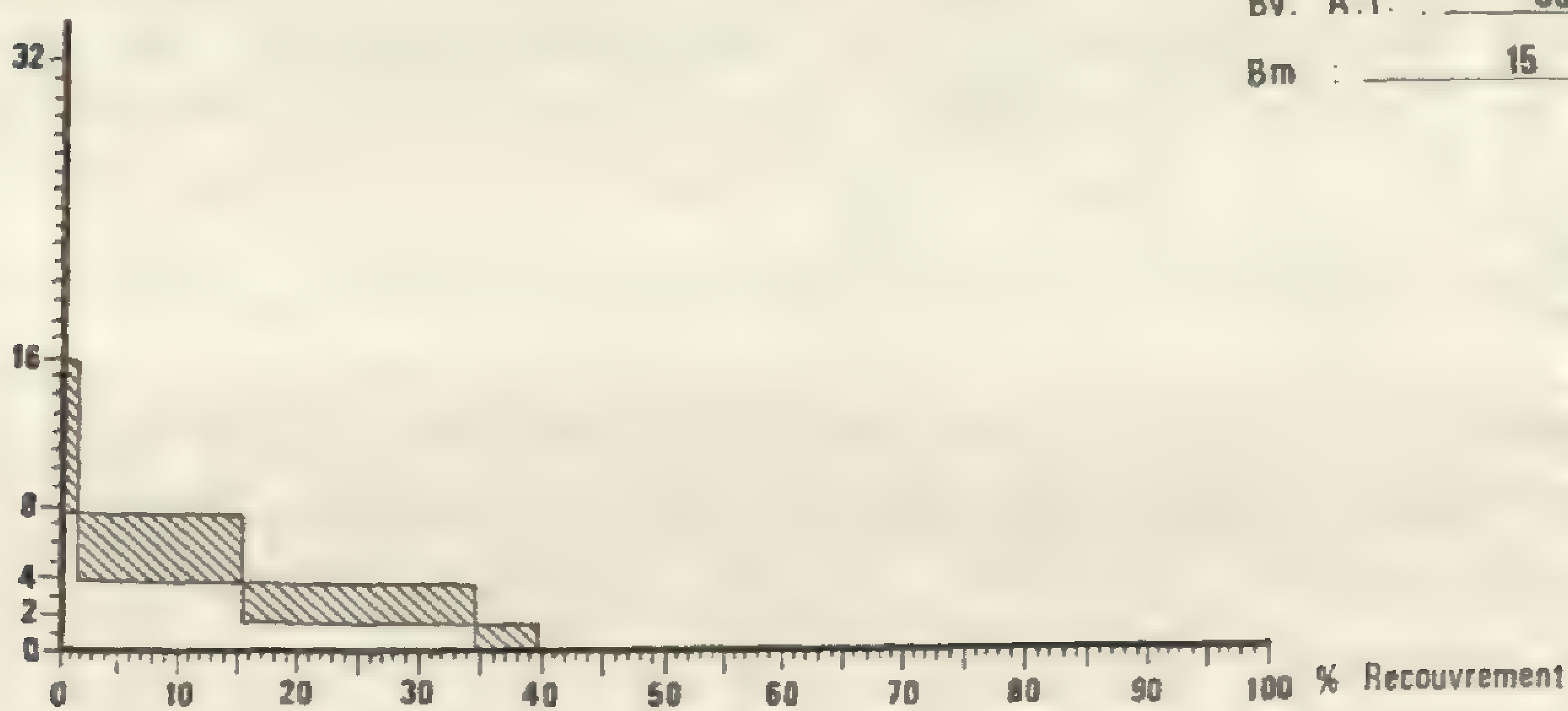


Diagramme de stratification
PEUPLEMENT LIGNEUX
R.A.T. : 35 + 5 %
Densité : 14,5 Pieds / are
et 33 rejets /are

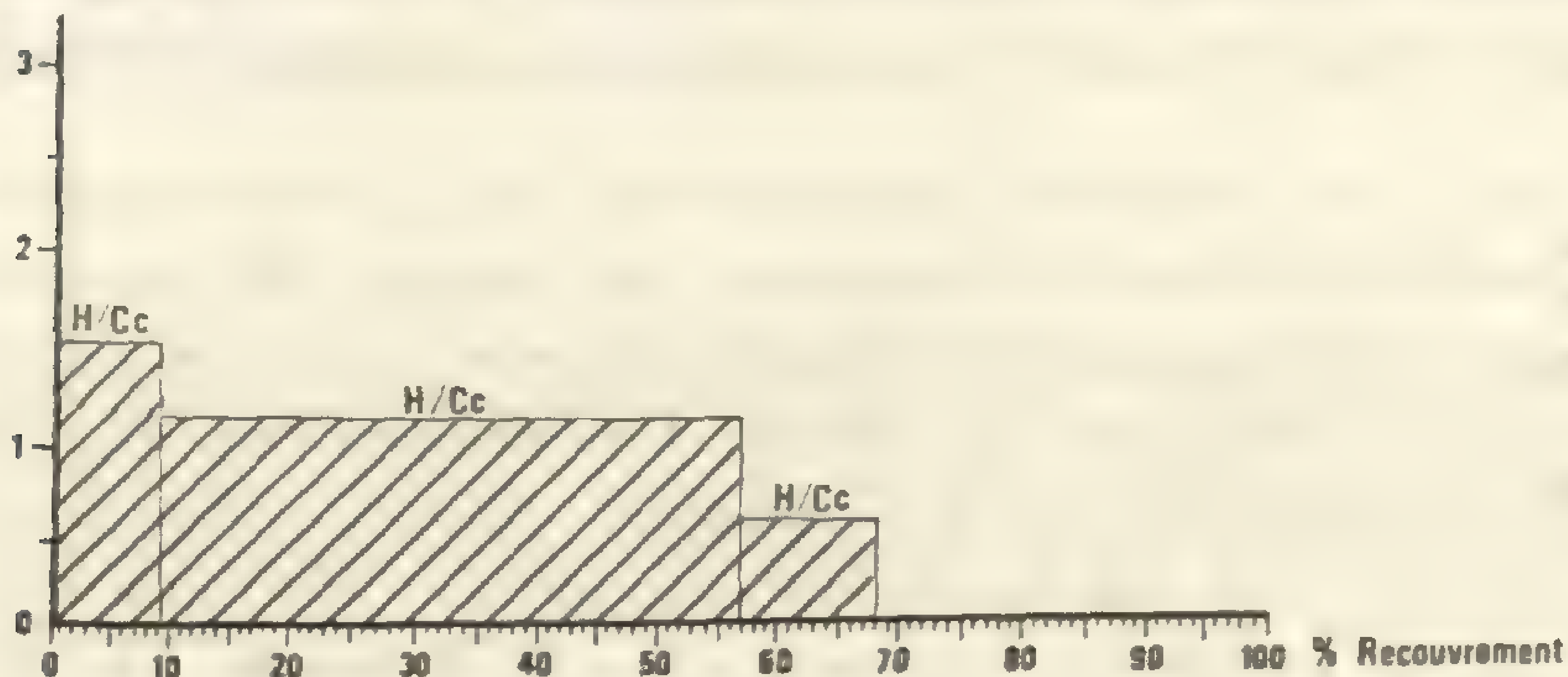


Diagramme de stratification
PEUPLEMENT GRAMINOIDE
R.A.T. 68 %

Phorbes : 0 %

Sur le *plateau cuirassé*, les formations herbeuses sont caractérisées par la rareté des ligneux. En fait, elles composent une mosaïque avec des bouquets d'arbres et d'arbustes, sortes de boqueteaux qui se répètent et alternent avec les étendues herbeuses de façon tout à fait irrégulière et dont la composition botanique et la structure s'en distinguent nettement. Toutes appartiennent cependant au même ensemble lié à la cuirasse.

L'absence de ligneux peut avoir plusieurs causes :

— Des facteurs édaphiques : les stations où le sol est très mince sont trop arides pour que les plantes vivaces, phanérophytes comme hémicryptophytes, puissent survivre habituellement. Les autres espèces ligneuses présentes sont adaptées aux conditions très sèches et leur aire de répartition s'étend jusqu'au secteur écoclimatique sahélien ou sahélo-soudanien.

Les stations où le sol est beaucoup plus épais sont tour à tour très arides (mais pendant une durée plus courte que dans le cas précédent) et très hydromorphes. L'excès temporaire d'humidité et l'asphyxie du sol qui en résulte constituent peut-être un obstacle à l'installation des ligneux : la formation végétale s'apparenterait alors à certaines formations herbeuses temporairement inondées des vallées : même très diffuse, la présence de *Terminalia spp.* notamment *Terminalia macroptera* et de *Nauclea latifolia* appuie cette hypothèse.

— Les feux : la continuité du tapis herbacé et son rapide dessèchement en saison sèche favorisent le passage quasi annuel des feux, d'autant plus violents qu'ils sont plus tardifs. Ces incendies sont très préjudiciables à l'installation et à la survie des ligneux de sorte que seuls subsistent les peuplements herbacés pyrotolérants.

L'existence et la position des boqueteaux ont vraisemblablement des raisons édaphiques : l'étude des sols et de l'état de la cuirasse sous-jacente à ces endroits apporterait certainement d'importants éléments de réponse. Mais il est certain que les effets des feux sont nuls ou très réduits dans ces îlôts boisés parce que la couverture herbacée y est peu dense et discontinue.

Sans travaux complémentaires, il n'est pas possible d'élucider clairement les raisons de la densité et de la répartition si inégale des ligneux sur la cuirasse. Mais si l'existence des feux est déterminante, cela signifie que sans aucune influence humaine, la végétation sur le plateau cuirassé serait beaucoup plus riche en arbres et arbustes et deviendrait une formation herbeuse arbustive lâche ou claire sur les sites où le sol est peu épais, se rapprochant ainsi de certains types de végétation sahélo-soudaniens, et une formation herbeuse arborée lâche ou claire là où le sol est le plus épais, comme sur certaines terrasses hydromorphes soudaniennes.

Sur *les versants*, l'uniformité relative de structure, au niveau du recouvrement et même dans une certaine mesure de la composition floristique, révèle que le milieu est assez homogène et ne présente que des différences de détail. Les distinctions décrites ont été rapprochées des particularités édaphiques ou de l'influence d'un substrat gravillonnaire.

Cependant, la densité ligneuse n'est pas seulement dépendante des facteurs du milieu physique. La strate la plus basse est composée en grosse majorité de rejets ligneux ne dépassant pas 1 m de hauteur. Leur recouvrement apparaît dans le Tableau 1 parmi d'autres paramètres de la structure.

Tableau 1 : Principaux paramètres de la structure.

	Formation herbeuse à *Isoberlinia*	Formation herbeuse à *Daniellia*	Formation herbeuse à *Butyrospermum*	Formation herbeuse à *Butyrospermum* surpâturée
Peuplement ligneux				
— recouvrement arbres et arbustes (%)	35	20	25	35
— densité (pieds/are)				
arbres et arbustes	7,3	7,7	4,5	14,5
rejets (inf. 1 m de hauteur)	13,0	12,0	8,5	33,0
Peuplement herbacé				
— biomasse (kg/are)	20	38	35	15
— recouvrement (%)	80	90	74	68

Il s'avère que l'abondance des rejets est, en gros, en relation inverse avec la biomasse herbacée. Les graminées exercent une forte concurrence vis-à-vis des jeunes plantules de ligneux, notamment pour la lumière. Mais la raison principale de la limitation du nombre de rejets est le passage des feux de brousse. Ceux-ci sont d'autant plus forts et efficaces que la biomasse combustible est plus importante et plus sèche.

Toute cause diminuant la concurrence herbacée favorise la régénération ligneuse. L'exemple de la formation herbeuse surpâturée, cité dans le Tableau 1, illustre bien cet antagonisme entre les peuplements herbacés mis à mal par le bétail et ligneux en nette expansion. Cette situation conduit au phénomène d'embuissonnement.

En cas d'arrêt total des feux, il est vraisemblable qu'on assisterait à un changement d'équilibre entre les peuplements herbacés et ligneux au profit de ces derniers. En d'autres termes, la végétation devait être à l'origine beaucoup plus boisée qu'elle ne l'est actuellement et la physionomie actuelle est maintenue par les feux.

CONCLUSION : AVANTAGES ET LIMITES DE L'ÉTUDE STRUCTURALE

L'étude structurale a permis de faire une nette distinction entre deux groupes de formations herbeuses non inondées, le premier composé de formations mixtes à thérophytes et hémicryptophytes sans couvert ligneux notable qui sont disposées en mosaïque sur les plateaux cuirassés, le second comprenant des formations pures à hémicryptophytes, arborées, qui couvrent les versants. Dans l'aire restreinte de la dition sur laquelle s'exerce partout le même climat, la séparation suit étroitement les grands traits de la géomorphologie.

A l'intérieur de ces deux groupes, l'individualisation des types de formation n'est

pas facile si l'on s'en tient à l'analyse structurale et il est préférable d'employer des méthodes phytosociologiques pour une discrimination plus fine.

Les peuplements ligneux représentent une part importante de la caractérisation des formations et leur structure constitue un important élément supplémentaire d'analyse. C'est pourquoi il peut être nécessaire d'approfondir leur étude et d'étoffer les observations prévues dans les fiches descriptives.

L'analyse écologique à partir des données de structure a montré les relations étroites entre la végétation et les facteurs du milieu physique. L'extension à d'autres régions ferait vraisemblablement apparaître un zonage de certains types structuraux selon les secteurs écoclimatiques et pluviométriques. Elle a révélé aussi les répercussions d'actions humaines telles que les feux de brousse ou le surpâturage sur la dynamique de la végétation et sur l'équilibre entre les formations ligneuses et herbacées.

L'utilisation dans un but d'application telle que la conçoit l'agropastoraliste pour étudier les pâturages naturels dépend du niveau de précision requis :

— L'analyse structurale paraît convenir à un travail à petite échelle. Elle offre un degré de discrimination adéquat et réunit des caractères utiles à la définition des grands types de pâturages et à la compréhension des modes d'exploitation qui leur sont convenables, sans qu'il soit nécessaire de s'encombrer de listes floristiques.

— L'analyse phytosociologique reste nécessaire pour des travaux détaillés et permet seule de faire apparaître des éléments particuliers, tels que la richesse en espèces fourragères herbacées et ligneuses, ou l'existence de regain en saison sèche qui sont indispensables pour organiser un aménagement local.

On pourrait ainsi concevoir les études pastorales en deux étapes parfaitement complémentaires :

— En premier lieu, une analyse structurale de la végétation destinée à fournir les grandes lignes de la classification des formations herbeuses (description, structure, hiérarchie, relations) et à mettre en lumière les relations phyto-écologiques essentielles qui régissent l'existence et la répartition de ces formations végétales.

— En second lieu et basée sur les données recueillies lors de la première étape, une analyse floristique plus ou moins fine, phytosociologique et pastorale permettant de compléter à grande échelle la connaissance de la végétation et de préciser son intérêt sur le plan pastoral.

Cette façon d'appréhender les études pastorales a d'ailleurs été suggérée par l'initiateur de la méthode structurale (Descoings, 1976). Cette note en présente un exemple concret d'application.

Remerciements : Les auteurs tiennent à présenter leurs remerciements à M. Descoings du Centre d'Étude Phytosociologique et Écologique Louis Emberger, à Montpellier, pour les conseils et les corrections qu'il a apportés lors de la rédaction de cette note.

LISTE DES ESPÈCES CITÉES

Acacia macrostachya Reichb. ex Benth.	*Mimosaceæ*
Anadelphia afzeliana (Rendle) Stapf	*Poaceæ*
Andropogon ascinodis C. B. Cl.	*Poaceæ*
Andropogon fastigiatus Sw.	*Poaceæ*
Andropogon gayanus Kunth	*Poaceæ*
Andropogon perligulatus Stapf	*Poaceæ*
Andropogon pseudapricus Stapf	*Poaceæ*
Burkea africana Hook.	*Cæsalpiniaceæ*
Butyrospermum paradoxum (Gaertn. f.) Hepper subsp. *parkii* (G. Don) Hepper	*Sapotaceæ*
Combretum collinum Fresen. subsp. *geitonophyllum* (Diels) Okafor	*Combretaceæ*
Combretum fragrans F. Hoffm.	*Combretaceæ*
Combretum glutinosum Perr. ex DC.	*Combretaceæ*
Combretum micranthum G. Don	*Combretaceæ*
Combretum molle R. Br. ex G. Don	*Combretaceæ*
Combretum nigricans Lepr. ex Guill. & Perr.	*Combretaceæ*
Ctenium newtonii Hack.	*Poaceæ*
Daniellia oliveri (Rolfe) Hutch. & Dalz.	*Cæsalpiniaceæ*
Elionurus elegans Kunth	*Poaceæ*
Gardenia erubescens Stapf & Hutch.	*Rubiaceæ*
Gardenia ternifolia Schum. & Thonn.	*Rubiaceæ*
Hyparrhenia smithiana (Hook. f.) Stapf var. *major* Clayton	*Poaceæ*
Hyperthelia dissoluta (Nees ex Steud.) Clayton	*Poaceæ*
Isoberlinia doka Craib & Stapf	*Cæsalpiniaceæ*
Loudetia simplex (Nees) Hubb.	*Poaceæ*
Loudetia togoensis (Pilg.) Hubb.	*Poaceæ*
Microchloa indica (L. f.) P. Beauv.	*Poaceæ*
Monocymbium ceresiiforme (Nees) Stapf	*Poaceæ*
Nauclea latifolia Sw.	*Rubiaceæ*
Opilia celtidifolia (Guill. & Perr.) Endl. ex Walp.	*Opiliaceæ*
Pericopsis laxiflora (Benth. ex Bak.) Van Meeuwen	*Papilionaceæ*
Pteleopsis suberosa Engl. & Diels	*Combretaceæ*
Schizachyrium brevifolium (Sw.) Nees ex Büse	*Poaceæ*
Schizachyrium sanguineum (Retz.) Alst.	*Poaceæ*
Terminalia avicennioides Guill. & Perr.	*Combretaceæ*
Terminalia laxiflora Engl.	*Combretaceæ*
Terminalia macroptera Guill. & Perr.	*Combretaceæ*
Terminalia mollis Laws.	*Combretaceæ*

La liste complète des plantes inventoriées sur l'étendue du premier ranch et à proximité immédiate est présentée en annexe de l'étude agrostologique. Les déterminations ont été contrôlées par J.-P. Lebrun, botaniste à l'I.E.M.V.T.

BIBLIOGRAPHIE

Boudet, G., 1975. — *Manuel sur les pâturages tropicaux et les cultures fourragères.* Ministère de la Coopération, 254 p., Paris.

César, J. & Menaut, J. C., 1974. — *Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Le peuplement végétal.* Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto, 161 p.

Descoings, B., 1971. — Méthode de description des formations herbeuses intertropicales par la structure de la végétation. *Candollea* 26 (2) : 223-257.

Descoings, B., 1976. — Note de phyto-écologie équatoriale. 4 — les formations herbeuses de la vallée de la Dola (Gabon). *Candollea* 31 : 53-77.

Descoings, B., 1976. — *Approche des formations herbeuses tropicales par la structure de la végétation*. Thèse Doct. État, Montpellier, Univ. Sci. Techn. Languedoc, 221 p., 44 fig., 16 tabl.

Hottin, G. & Ouedraogo, O. F., 1975. — *Carte géologique à* 1/1 000 000 *de la République de Haute-Volta*. Dir. Géologie et Mines, 1 carte couleur + notice, 58 p., Ouagadougou.

Nyuiadzi, K. J., 1979. — *L'étude du pâturage naturel en zone tropicale, Samorogouan, Haute-Volta*. I.S.T.O.M./I.E.M.V.T. Le Havre, mémoire fin d'étude, 112 p.

Toutain, B., 1979. — *Premier ranch collectif de Samorogouan* (*Haute-Volta*). *Étude agrostologique*. I.E.M.V.T. Maisons-Alfort, 1 carte à 1/50 000, 82 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **4**, 1982,
section B, *Adansonia,* nos 3-4 : 215-228.

Investigations on the intraspecific variability in *Athyrium filix-femina* (L.) Roth

J. J. Schneller & B. W. Schmid

Summary : In established populations of *Athyrium filix-femina* (L.) Roth outbreeding is the general rule. Eight populations located in Switzerland were studied using metric and non-metric characters. A considerable polymorphism occurs within the populations. The variability between the populations is — compared to that within the populations — small, but most characters still show statistically significant differencies. The origin of this variability is discussed. There is evidence for genecotypic differentiation expressed by physiological adaptation. In contrast to the *A. filix-femina* complex of North America, where four taxa can be separated, the European species shows, following this investigation (of a restricted area), a continuous variability.

Résumé : Dans les populations fixées d'*Athyrium filix-femina* (L.) Roth la fécondation croisée est la règle générale. Huit populations de la Suisse ont été étudiées en utilisant des caractères métriques et descriptifs. Un très grand polymorphisme existe à l'intérieur des populations. La variabilité entre les populations est faible, en comparaison avec celle qui se manifeste à l'intérieur des populations, mais la plupart des caractères montrent cependant des différences statistiquement significatives. L'origine de cette variabilité est discutée. La preuve d'une différenciation genecotypique est expliquée par une adaptation physiologique. A la différence du groupe de *A. filix-femina* de l'Amérique du Nord où quatre taxons peuvent être reconnus, la variabilité des espèces européennes, d'après cette étude (effectuée sur un territoire restreint), est continue.

Johann Jakob Schneller & Bernhard Walter Schmid, Institut für Systematische Botanik, Universität Zürich, Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zürich, Switzerland.

In North America Liew (1972) recognised four different groups within the *Athyrium filix-femina* complex using numerical taxonomic methods. European *A. filix-femina* also shows a considerable intraspecific variability which is reflected in the description of many varieties (Moore, 1860 ; Luerssen, 1889).

In contrast to the flowering plants, the ferns offer less usable characters for population studies. This may also be a reason for the fact that population studies are rarely found in pteridology.

Since *A. filix-femina* shows a very wide ecological tolerance which is indicated by its wide geographical distribution (Jalas & Suominen, 1972) one may possibly expect to find ecotypic differentiation with specially adapted populations showing clear morphological differences.

In this study it was of interest to see how the selected metric and non-metric characters are distributed in eight ecologically and/or spatially differentiated populations. It

is also of interest to know relatively how much correspondence or divergence between and within populations can be found.

The possibility of a relationship between the type of variation and the breeding system and dispersal mechanism is discussed.

MATERIAL AND METHODS

All of the leaves used for measurements were fertile. Studies were made in nature and samples of the following populations (see also Fig. 1) were taken (the geographic indications refer to the map series : Landeskarte der Schweiz, 1 : 25,000) :

— *Population a*, Küsnacht, Küsnachterberg ; Kt. Zürich. *Picea abies* plantation, 610 m alt., NW-exposed. Population small, with a few hundred individuals, conditions not optimal. Map Albis No. 1111, co-ord. 688 7/241 5. 50 plants measured.

— *Population b*, Küsnacht, Küsnachterberg, Forch ; Kt. Zürich. *Picea abies* plantation, 700 m alt., NW-exp. Small population following a small rivulet (3 km E of population a). Map Stäfa, No. 1112, co-ord. 691 5/241 5. 51 plants examined.



Fig. 1. — Geographical locations of the studied populations.

— *Population c*, Oberbuchsiten, Roggen, Husbrunnen ; Kt. Solothurn. *Picea abies* wood, 820 m alt., SE-exp. Small population, more or less isolated by environmental conditions. Slope of Jurassic elevation. Ecological conditions not optimal. Map Murgenthal, No. 1108, co-ord. 623 15/240 2. 51 plants examined.

— *Population d*, Ricken, Bannwald ; Kt. St. Gallen. *Picea abies* forest, 825 m alt., NNW-exposed. Dense and large population (part of a continuous population from 800-1250 m alt.)

in optimal environmental conditions. Map Ricken, No. 1113, co-ord. 721 15/234 9. 51 plants measured.

— *Population e*, Ricken, Egg ; Kt. St. Gallen. *Picea abies* forest, 1220 m alt., NNW-exposed. Dense and large population (upper part of continuous population from 800-1250 m alt.), in favourable conditions, sympatric with *A. distentifolium*. Map Ricken, No. 1113, co-ord. 723 25/234 13. 51 plants measured.

— *Population f*, Agarone ; Kt. Tessin. Decidous forest, 420 m alt., S-exposed. Dense but rather small population, wet, nutrient-rich, humid soil near a rivulet. Map Bellinzona, No. 1313, co-ord. 713 7/115 4. 18 plants examined.

— *Population g*, Tamins, Girsch ; Kt. Graubünden. *Picea abies* forest mixed with *Fagus sylvatica*, 750 m alt., NNW-exposed. Quite dense population, concentrating in the open part of the forest, in favourable conditions. Map Reichenau, No. 1195, co-ord. 750 25/189 25. 50 plants measured.

— *Population h*, Ibergeregg ; Kt. Schwyz. *Picea abies*, 1380 m alt., NW-exp. Not very dense but large population, intermingled with *A. distentifolium*. Map Ibergeregg. No. 1152, co-ord. 699 05/208 1. 51 plants examined.

6 plants (No. Sch- 95-100) collected in spring 1978 in Sicily and cultivated in the Botanic Garden in Zurich were used for comparison with Swiss plants (see discussion page 225).

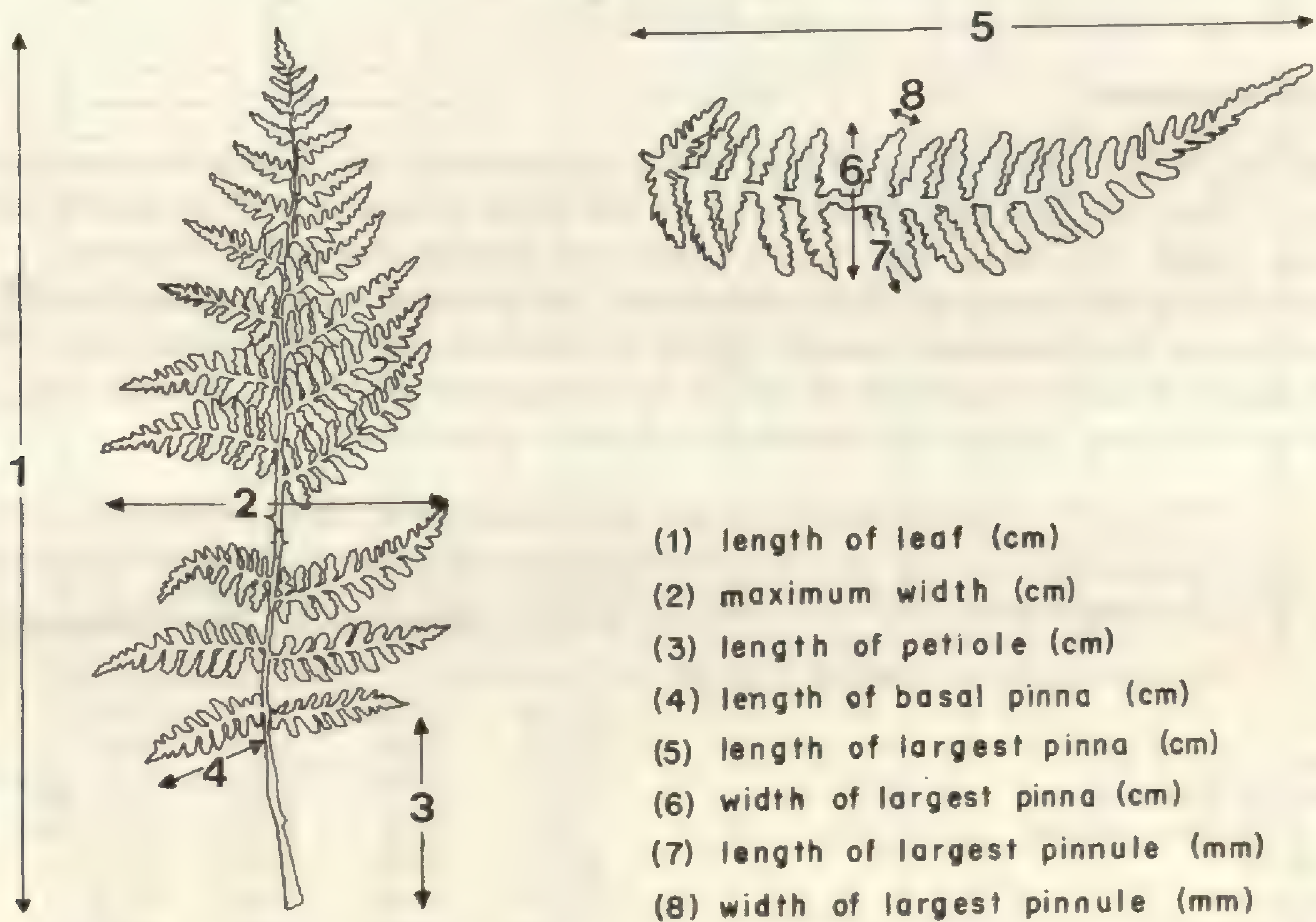


Fig. 2. — Representation of the metric characters.

Representation of metric characters (see Fig. 2).

The non-metric characters used are :

— Rachis colour : green, red.

— Type of distribution of unicellar hairs (" glands ") :
1) Hairs on the adaxial side of the rachis in the blade region.
2) Hairs on the adaxial side of the rachis and petiole.
3) Hairs on the whole leaf (ab- and adaxial, forma *pruinosa*)

— Density of scale pigmentation :
4 categories (see Fig. 6).

— Patterns of scales :
8 types (see Fig. 6).

For the statistical evaluation of the data the following programs developed at the Health Science Computing Facility, UCLA, sponsored by NIH Special Research Resources Grand RR-3, were used (DIXON & BROWN, 1977) :

— BMDP 7D : Description of groups with histograms and analysis of variance (revised Dec. 1977) ;
— BMDP 1F : Two way frequency tables ; measures of association (revised Dec. 1977) ;
— BMDP 6D : Bivariate (scatter) plots (revised Dec. 1977) ;
— BMDP 2M : Cluster analysis of cases (revised Nov. 1978) ;
— BMDP 4M : Factor analysis (revised Nov. 1979).

RESULTS

Metric characters

The frequency distributions of four metric characters in the population are represented in Fig. 3. They are taken as examples for all the other measures such as length and width of pinna, length of petiole, etc., which show very similar variation patterns.

Considering the means of all the characters, the populations differ significantly. Also the variance of the characters mostly shows a significant difference (Table 1). But as it can be observed in the examples of Fig. 3 the histograms overlap strikingly and it is not possible to attribute all the individuals to a definite population.

TABLE 1 : Comparison of means and variances of all populations.

CHARACTER	MEAN F-VALUE	P < (WELCH)	VARIANCE F-VALUE	P < (LEVENE)	
l. of leaf	47.56	0.001	7.25	0.001	Fig. 3
l. of leaf : w. of leaf	34.27	0.001	2.12	0.05	Fig. 3
l. of largest pinnule	14.04	0.001	1.31	not sign.	Fig. 3
l. : w. of largest pinnule	3.55	0.01	0.87	not sign.	Fig. 3
l. of petiole	32.59	0.001	4.34	0.001	
w. of leaf	20.70	0.001	2.95	0.01	
l. of basal pinna	9.31	0.001	2.21	0.05	
l. of largest pinna	22.67	0.001	6.02	0.001	
w. of largest pinna	14.43	0.001	1.13	not sign.	
w. of largest pinnule	17.87	0.001	2.38	0.05	
l. of leaf : l. of petiole	4.74	0.001	3.24	0.01	
w. of leaf : l. of basal pinna	3.17	0.01	3.74	0.001	
l. of largest pinna : w. of largest pinna	12.38	0.001	0.60	not-sign.	

l. : length ; w. : width.



Fig. 3. — Histograms of some metric characters. a, b,... different populations (see material and methods). The mean is indicated by a short line at the base of the histograms.

TABLE 2 : Correlations within populations.

CHARACTERS	a	b	c	d	e	f	g	h	OVERALL CORRELATION
	POPULATION								
l. of leaf : petiole	0.83	0.88	0.88	0.85	0.64	0.76	0.88	0.83	0.875
l. of pinnule : w.	0.80	0.86	0.90	0.78	0.77	0.85	0.76	0.88	0.861
l. of leaf : w.	0.74	0.88	0.91	0.87	0.77	0.89	0.86	0.83	0.832
l. of leaf : l. of basal pinna	0.59	0.71	0.83	0.67	0.57	0.58	0.63	0.77	0.658
Samples	50	51	51	51	51	18	50	51	373

l. : length ; w. : width.

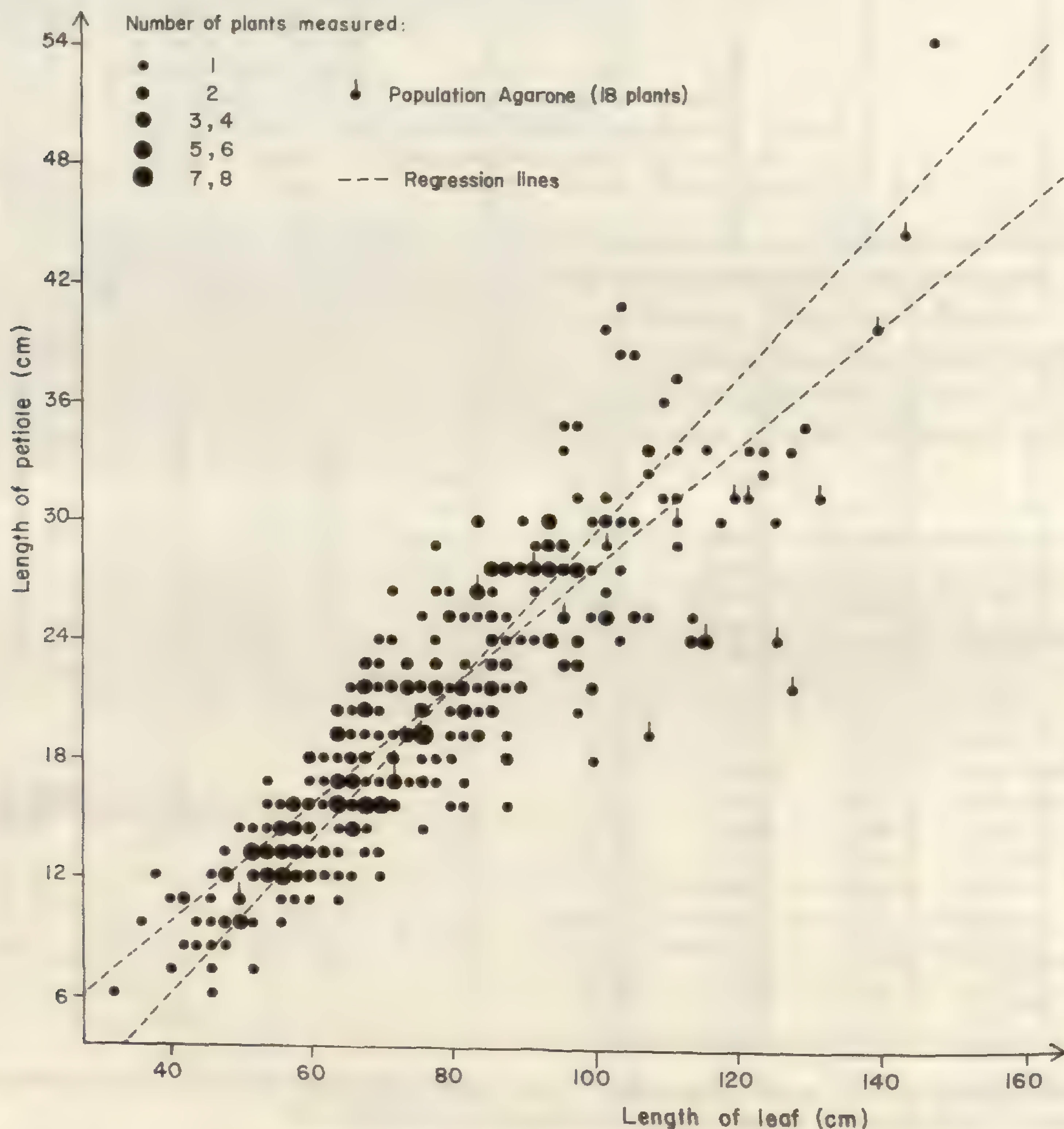


FIG. 4. — Scatter diagram of two metric characters with regression lines.

TABLE 3 : Correlation matrix (all the populations together).

	l. of leaf	l. of petiole	w. of leaf	l. basal pinna	l. of largest pinna	w. of largest pinna	l. of pinnule	w. of pinnule	colour	hairs
l. of petiole	0.875									
w. of leaf	0.831	0.697								
l. of basal pinna	0.658	0.659	0.777							
l. of largest pinna	0.856	0.698	0.977	0.760						
w. of largest pinna	0.665	0.572	0.864	0.754	0.852					
l. of pinnule	0.647	0.551	0.857	0.738	0.850	0.984				
w. of pinnule	0.588	0.499	0.781	0.671	0.767	0.848	0.861			
colour	-0.011	-0.012	-0.095	-0.061	-0.077	-0.065	-0.074	-0.071		
hairs	0.156	0.177	0.161	0.139	0.169	0.134	0.129	0.088	0.227	
density scales	0.448	0.334	0.472	0.387	0.463	0.384	0.388	0.370	-0.022	0.106

l. : length ; w. : width.

All the metric characters are strongly correlated (Table 2, 3, correlation matrix). As examples the two scatter diagrams Fig. 4 and 5 illustrate this markedly for all the others.

Non-metric characters

It was possible to distinguish four non-metric characters, their frequency distribution can be seen in Fig. 6. There is no considerable correlation between these characters and the metric characters with the exception of density of scale pigmentation (Fig. 6 (3), Table 3).

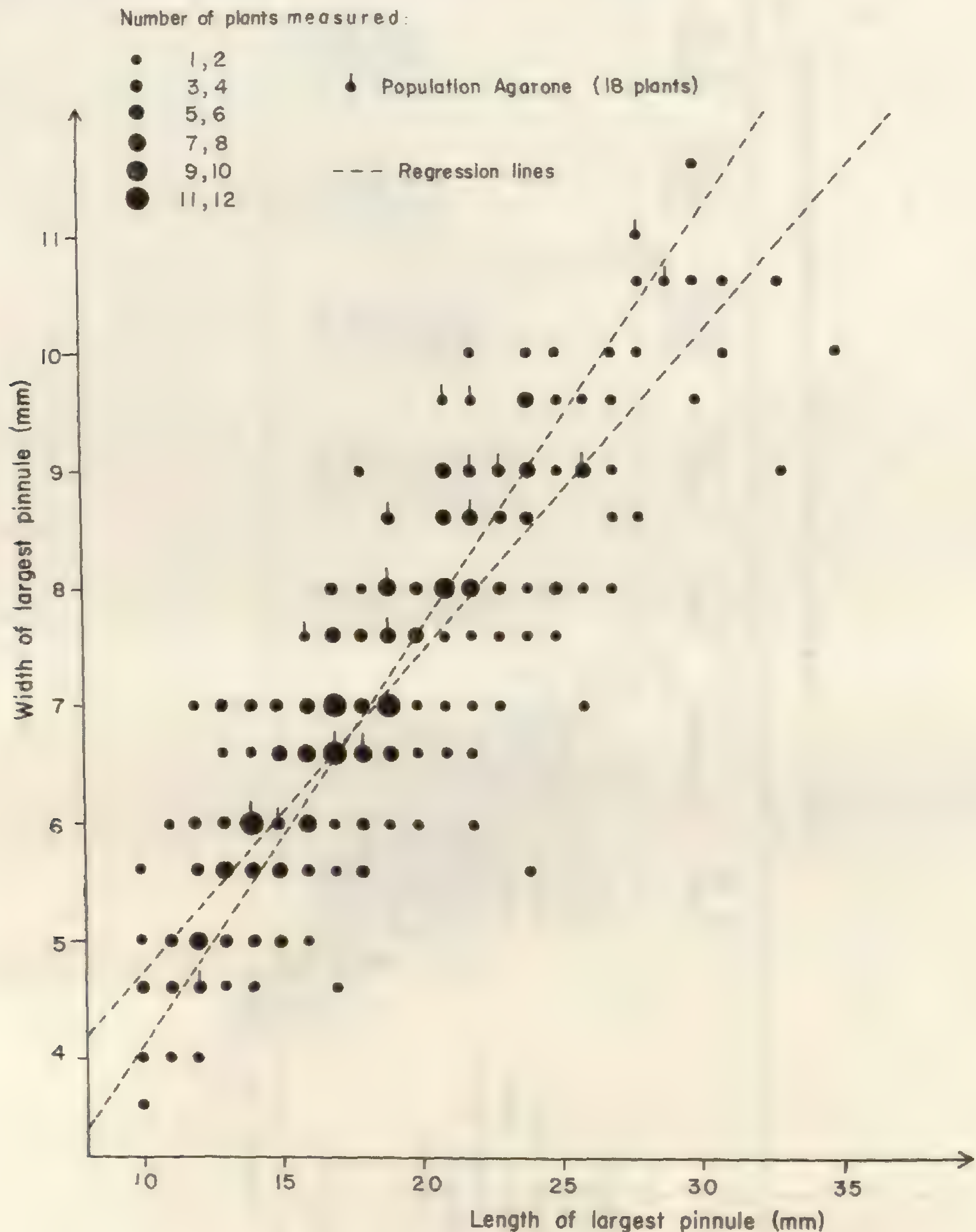


Fig. 5. — Scatter diagram of two metric characters with regression lines.

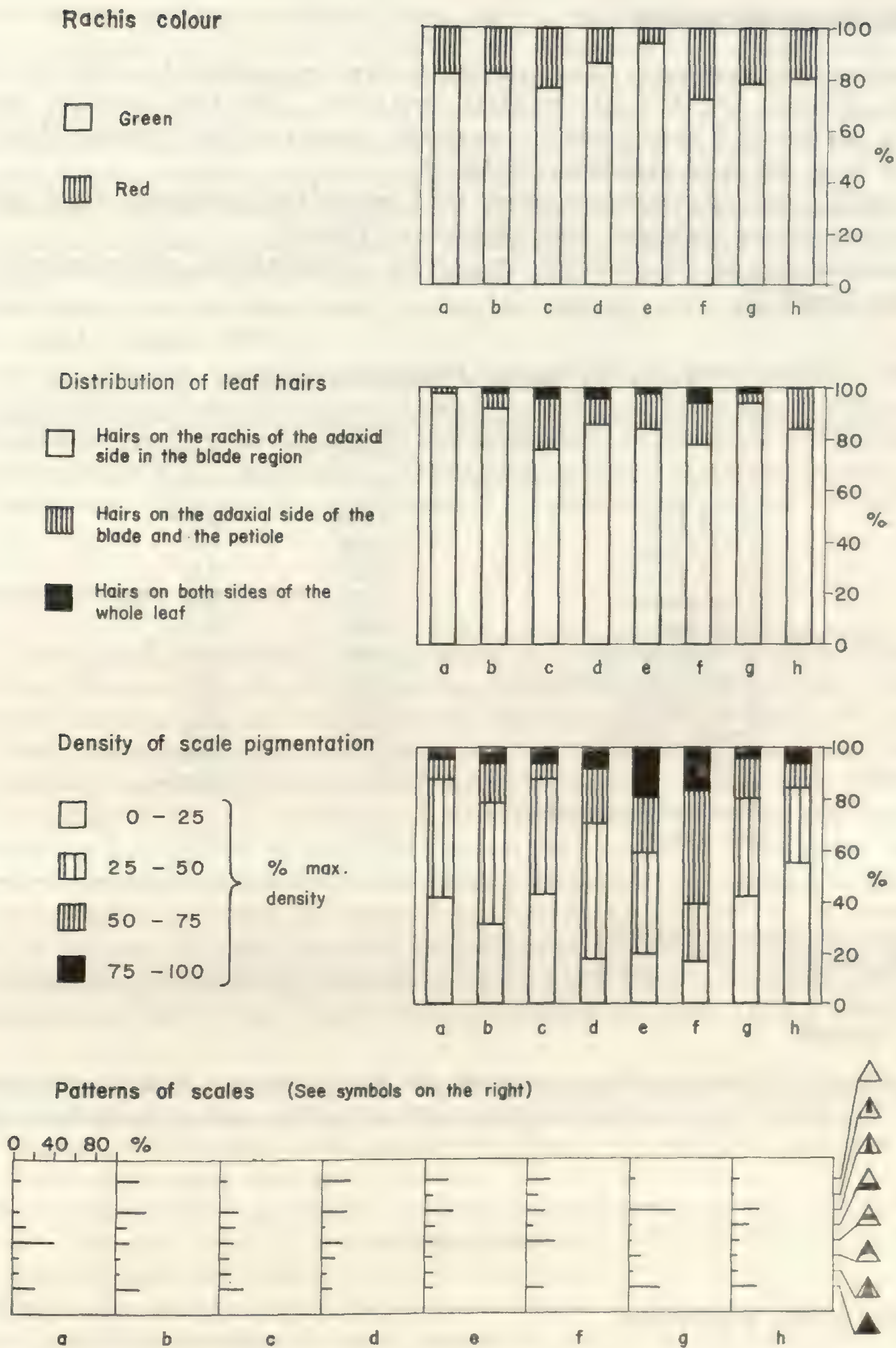


FIG. 6. — Distribution of non-metric characters in the different populations (a, b,...).

Principal component analysis

It could be seen that when using principal component analysis the first two principal components account for 71 % of the total variability. The first principal component is made up mainly of 8 metric and 1 non-metric character (scale pigmentation) and it explains 60 % of the total variability (Table 4).

The second principal component stands for 2 non-metric characters, which are neither correlated *inter se* nor with the other characters (Table 3).

The compactness of the principal components is remarkable, so factor rotation was unnecessary (Table 4).

TABLE 4 : Values of the factor loadings.

	FACTOR 1 [1]	FACTOR 2 [1]
w. of leaf	0.960	0.0 [2]
l. of pinna	0.956	0.0
w. of pinna	0.920	0.0
l. of pinnule	0.914	0.0
l. of leaf	0.861	0.0
w. of pinnule	0.845	0.0
l. of basal pinna	0.844	0.0
l. of petiole	0.771	0.0
density scales	0.520	0.0
colour	0.0	0.784
hairs	0.0	0.749
variance explained by the factor	60 %	11 %

l. : length ; w. : width.
1. Factors are principal components.
2. Value less than ± 0.25.

Cluster analysis

The resulting dendrogram (based on all the data) does not show considerable differences to a randomly produced dendrogram and can not be used as basis for a classification.

DISCUSSION

Variability within populations

A. filix-femina shows considerable polymorphism within populations. The genetic recombination is to some extent controlled by an antheridiogen-system which promotes

the formation of unisexual (male) prothalli (Schneller, 1979). The genetic load and perhaps some kind of incompatibility also play a role in maintaining heterozygosity. Breeding experiments by Schneller (1979) have confirmed that a high degree of heterozygosity in individuals is found. The F 1 progeny — resulting mainly from intra- and intergametophytic selfing — shows a very variable fitness. It is expected that in nature a wide range of recombinants is permanently formed and is exposed to selection ; it is therefore likely that this polymorphism is connected with the breeding system. However, natural selection in ferns acts very differently on the two independent generations. The gametophyte is adapted to more ruderal conditions, to disturbed places of microecological character (r-plant in the sense of Grime, 1979 . The sporophyte at least of *A. filix-femina* shows, on the other hand, rather the character of a stress-tolerant competitor (C-S plant ; Grime, 1979).

In this investigation only the sporophytic generation has been studied. Stress-tolerant competitors are expected to show a mosaic of different genotypes. Where environmental conditions are constantly fluctuating and where habitats are differentiated into numerous microhabitats polymorphic pattern may reflect adaptation to local environmental conditions. Sporophyte populations of *A. filix-femina* conform to that scheme.

Differences between populations

The investigated populations were growing at environmentally rather different sites expressed as differences in altitude, exposition, humidity, temperature, etc. Considering the observed intra-population variability the inter-population variability is small, but in most cases statistically significant (see Table 1). The overall pattern of variability of size characters may largely be due to phenotypic plasticity. There is no question that leaf size is influenced by environmental conditions but the relative size, the shape, of the leaf is determined by genetic factors and remains very constant. The degree of phenotypic plasticity is also heritable and also reflects to some extent a genetical polymorphism. This is supported by experiments reported by Schneller (1979).

The F-1 progeny of plants collected from different natural populations shows a great variance of leaf size ; some dwarf forms have leaves which have not exceeded 20 cm length after six years in cultivation. Leaf size is controlled by more than a single pair of alleles.

There is evidence of genecotypic differentiation. In the spring 1978 six plants which were collected in Sicily were cultivated in the garden of the institute of the University of Zurich. In October 1979, 1980, 1981, all the six plants were still green whereas the Swiss plants — cultivated under the same conditions — had dead leaves. In 1981 offspring of a Sardinian plant started growing in February in the greenhouse while the Swiss plants were still in a dormant state. It seems that genecotypic differentiation is (mainly) manifested in physiological adaptation to the environment.

Looking at the morphological characters as a whole it may seem that the significant differences in metric characters between populations are based on both genetic differentiation and phenotypic plasticity. But one has to bear in mind also that our samples were taken from a restricted area compared to the whole distribution of the species.

Gene flow within and between populations

Ehrlich & Raven (1969) have stressed that gene flow in flowering plants is much more restricted in distance than previously thought. The dispersal of fern spores like that of many diaspores in higher plants is leptokurtic (Schneller, 1975 ; Raynor & *al.*, 1976 ; Conant, 1978). It seems from measurements made by Schneller (1975) that the distance for gene exchange in *A. filix-femina* in one generation is relatively small and should be measured in meters rather than in kilometers. Considering this, the overall polymorphism might be regarded as a consequence of adaptation to microniches as previously discussed. However, the question of the importance of long-distance dispersal as well as the importance of statistical outlyers remains unanswered. In ferns successful long-distance dispersal over at least a tenth of kilometer does occur ; for example as seen in the studies on recolonization of Krakatau (Ernst, 1934) and Surtsey (Fridrikson, 1975). On both of these volcanoes ferns were amongst the first colonizers after the catastrophe. Dealing with the problem of long distance dispersal we have to consider also the immense amount of spores that ferns can produce. A population of 1,000 adult ferns of the size of *Athyrium filix-femina* produces in one season about 5×10^{11} spores (approximative calculation after Schneller, 1975). Even if 99.999 % of all these spores fall within close vicinity of the population, a considerable amount will still be available for long distance dispersal, which may be important for pioneer colonisation, and/or for gene transport between different populations. Thus, the large overall — and within group — variability might, partly, also reflect large effective population sizes.

Comparison with Athyrium filix-femina s.l. of North America

Liew (1972) has studied the variability of North American lady ferns using numerical techniques. In contrast to Europe, four morphologically distinct taxa can be distinguished.

The " W-type " (*A. filix-femina* subsp. *cyclosorum* (Rupr.) C. Chr.) seems to be nearest to the European species. In Europe there is evidence for genecotypic differentiation within the species (mainly in adaptation to environmental climate) but the species cannot be separated into morphologically discontinuous subspecies. There seems to exist an overall polymorphism which may overlap the essential physiological adaptations.

This striking difference in the differentiation of *A. filix-femina* (in the wide sense) in Europe and North America may be due to the very different history of the flora during the glacial period.

The non-metric characters

Two characters, the rachis colour and the hairiness are neither correlated *inter se* nor correlated with other characters. Andersson-Kottö (1931) suggested that the occurrence of anthocyanine (red rachis) is controlled by one dominant allele. Crossing experiments by Schneller (unpubl.) have led the to same conclusion. The frequency of the red phenotype in the observed populations is between 5.8 and 27.8 %, the mean

frequency of all the samples is 17.7 %. Supposing a normal diallelic inheritance, nearly 17 % of the total plants then were heterozygous for the two alleles. This is in good agreement with the results one expects when looking at the breeding system.

The offspring of a pruinose plant (hairs in the whole leaf) from Horgen (No. A-2) did show segregation to "normal type" (hairs on adaxial side of leaf blade only) and "pruinose". Crossings with the normal type segregate in experiments of Schneller (unpubl.) about 1 : 1. The frequency of "pruinose" which also seems to be controlled by a dominant allele is very low (2.1 % in the mean). The phenotype "pruinose" was found to occur in nearly all the observed populations. Both the frequency of "red rachis" and the frequency of "pruinose" do not differ much in the different populations. "Red rachis" was found in about the same frequency (20 %) in a population in Norway, ca. 1500 km away from the populations considered here.

One could argue that both characters have no selective value and are the phenotypic expression of neutral genes (Kimura, 1979), but in this case one would expect a greater variance in the frequency distribution unless effective population sizes are large and differences between populations due to genetic random drift are strongly reduced by gene flow between populations.

Pattern and density of scale pigmentation are weakly correlated with the metric characters ; this cannot yet be explained. It may be in some way connected with phenotypic plasticity and/or depend on physiological conditions.

REFERENCES

Andersson-Kottö, I., 1931. — The genetics of ferns. *Bibliogr. Genet.* 8 : 269-293.

Conant, D. S., 1978. — A radioisotope technique to measure spore dispersal of the tree fern Cyathea arborea Sm. *Pollen et Spores* 20 : 583-593.

Dixon, W. J. & Brown, M. B., (eds.), 1977. — *BMDP-77 Biomedical Computer Programs P-series.* University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.

Ehrlich, P. R. & Raven, P. H., 1969. — Differentiation of populations. *Science* 165 : 1228-1232.

Ernst, A., 1934. — Das biologische Krakatauproblem. *Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich* 79, *Beiblatt* 22.

Fridrikson, S., 1975. — Surtsey — *Evolution of life on a Volcanic Island.* Butterworts, London.

Grime, J. P., 1979. — *Plant Strategies and Vegetation Processes.* John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.

Jalas, J. & Suominen, J., 1972. — *Atlas floræ Europaeæ. 1. Pteridophyta.* Suomalaisen Kirjallisuuden Kirjapamo Oy, Helsinki.

Kimura, M., 1979. — The neutral theory of molecular evolution. *Scientific American* 241 (5) : 94-104.

Liew, F. S., 1972. — Numerical taxonomic studies on North American lady ferns and their allies. *Taiwania* 17 : 190-221.

Luerssen, C., 1889. — Die Farnpflanzen, in *Rabenhorsts Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, Bd. 3, Leipzig.

Moore, T., 1860. — *The Nature Printed British Ferns*, Vol. 2, Bradbury & Evans, London.

RAYNOR, G. S., OGDEN, E. C. & HAYES, J. V., 1976. — Dispersion of fern spores into and within a forest. *Rhodora* 78 : 473-487.

SCHNELLER, J. J., 1975. — Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der Dryopteris filix-mas Gruppe. 3. Teil. Ökologische Untersuchungen. *Ber. Schweiz. bot. Ges.* 85 : 110-159.

SCHNELLER, J. J., 1979. — Biosystematic investigations on the lady fern (Athyrium filix-femina). *Plant Syst. Evol.* 132 : 255-277.

Revue bibliographie — *Reviews*

A. Cronquist. *An integrated system of classification of flowering Plants.* Columbia University Press, New York, 1981, XVIII, 1262 p.

La publication de ce très bel ouvrage est un évènement. L'auteur fait autorité en phytotaxonomie à l'échelle internationale et, plus ou moins associé à Takhtajan notre éminent collègue de Léningrad, il a contribué puissamment au développement actuel de la connaissance concernant la classification des Angiospermes et leur évolution. Est-il besoin de rappeler que son petit livre « The Evolution and Classification of flowering Plants » est depuis près de vingt années l'un de nos livres classiques. La publication d'aujourd'hui parachève admirablement l'œuvre entreprise : Cronquist est un classificateur et en tant que tel, a pour objectif de tenter de comprendre l'ensemble des 200 ou 250.000 plantes à fleurs : une différenciation qui s'est faite depuis plus de 130 millions d'années. Où en sommes-nous aujourd'hui ? Il y aurait près de 400 familles, quel peut être l'arbre généalogique ? Chaque famille est décrite de façon relativement approfondie, et pour chacune les problèmes qu'elle pose sont examinés. Elles sont classées en 11 sous-classes (la sous-classe des *Zingiberidæ* n'était pas retenue en 1965).

On appréciera particulièrement l'effort qui a été fait pour définir chaque taxon depuis la *division* jusqu'à la *famille*, et pour présenter, en chaque circonstance, une bibliographie sélectionnée (même en russe, l'auteur s'intéressant spécialement à cette langue) : l'ordre des Magnoliales, par exemple est défini en une page et demie, avec 3 pages de références ; il y a douze pages de références à la suite de la présentation, en 2 pages, de la division *Magnoliophyta* (Angiospermes). Malgré les très grandes difficultés d'un tel travail, Cronquist donne un synopsis sous forme de clé dichotomique à tous les niveaux de la classification : classes, sous-classes, ordres, familles. L'analyse est extrêmement rigoureuse et moderne ; elle fait appel à toutes les données (anatomie, embryologie, cytologie, chimiotaxonomie, palynologie, paléontologie, etc.) d'où le titre de l'ouvrage : « an integrated system of classification... ». J'admire beaucoup l'œuvre de Cronquist, et je souhaite vivement que les détracteurs de la Systématique la prennent comme base de méditation. Le « système intégré de classification » paraît en 1981. Il est assuré du fait de son ampleur et de sa rigueur et malgré la rapidité des progrès des sciences, d'être encore bien vivant au début du XXI[e] siècle. Bref : ouvrage de base, et d'une extrême solidité, passionnant.

Cela étant, on peut, sans risque de nuire, faire quelques petites suggestions. En ce qui concerne les illustrations : elles sont très bonnes et originales, mais je regrette un peu que l'utilisation du diagramme floral ait été généralement écartée : le diagramme est, à mon sens, le complément théorique au dessin d'observation. Par ailleurs, il arrive que certains caractères importants soient omis, tel celui du rapport filet-anthère : le caractère *basifixe* des anthères chez les Saururacées, Chloranthacées, Eupétaléacées, Platanacées, Lauracées, Eucommiacées, etc. n'est pas précisé dans le texte (malgré sa grande valeur pour tout jugement sur l'évolution ; heureusement l'oubli est souvent rattrapé dans le dessin). Le beau livre de Cronquist mériterait qu'on s'y attardât sous l'angle critique, que chaque spécialiste fît part à l'auteur de ses commentaires sur la ou les parties qu'il connaît particulièrement. Un exemple : la famille des Cercidiphyllacées ; le traitement de Cronquist en est bon, mais il eût été intéressant de signaler 1) l'existence de deux sortes de pousses : les pousses courtes à feuilles alternes-distiques qui produisent 1 seule feuille du feuillage annuellement et sont sympodiales, et les pousses longues à feuilles plus ou moins opposées-décussées, à développement monopodial ; 2) la position postérieure de la préfeuille (homologue de celle du carpelle). Je n'ai, à proprement parler, aucune critique à faire, et je ne puis, en conclusion, que remercier A. Cronquist de nous avoir donné un livre fondamental, solide et passionnant.

Jean-F. Leroy.

M. Schmid. *Fleurs et Plantes de Nouvelle-Calédonie.* Les Éditions du Pacifique, Papeete, 165 p., 181 pl. couleurs (1981).

Admirable petit livre, dû à un botaniste bien connu, spécialiste des flores du Sud-Est asiatique et du Pacifique occidental. Dans la première partie, est présenté le milieu (milieu physique, formations, paysages). La deuxième partie est analytique : environ 180 plantes parmi les plus remarquables sous les angles les plus divers sont présentées, et chacune illustrée. Chaque photo est à la fois œuvre d'art et de science et le texte a toute la rigueur souhaitée. Franchement : livre sans égal, passionnant pour tous (botanistes ou profanes).

Jean-F. Leroy.

FLORE DU CAMEROUN, Vol. 23 : **S. Balle,** *Loranthaceæ* ; 82 p., 15 pl. (1982). — Commercialisé par : Direction de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé, Cameroun. — 6150 F CFA, port compris.

Cette famille de plantes parasites épiphytes est représentée au Cameroun par 6 genres et 26 espèces, dont 5 ou 6 espèces uniquement camerounaises. Plusieurs remaniements nomenclaturaux modifient les conceptions génériques et spécifiques antérieures de l'auteur, telles que présentées dans « Flore du Congo » (1948) et dans « Flora of West Tropical Africa » (1958). 14 taxa infraspécifiques sont des nouveautés ou de nouvelles combinaisons.

Les *Loranthaceæ* se rencontrent dans presque tous les groupements végétaux camerounais principaux et l'existence de couples écophylétiques de forêt-savane, encore mal étudiés sur le terrain, méritait d'être signalée. De nombreux hôtes (appartenant à 64 genres) sont cités.

R. Letouzey.

FLORE DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE ET DÉPENDANCES, Vol. 11 : **C. Tirel,** *Éléocarpacées* ; **J. Jérémie**, *Monimiacées*, *Amborellacées*, *Athérospermatacées*, *Triméniacées*, *Chloranthacées* ; 182 p., 37 pl., 38 fig. (1982). — Commercialisé par : Association de Botanique Tropicale, 16, rue Buffon, 75005 Paris. — 245 FF, port compris.

Les Éléocarpacées sont représentées, en Nouvelle-Calédonie, par 3 genres (*Elæocarpus* L., *Dubouzetia* Pancher ex Brongn. & Gris et *Sloanea* L.), totalisant 44 espèces. Parmi les 29 espèces d'*Elæocarpus* retenues, 27 sont endémiques de la Nouvelle-Calédonie ; 1 espèce et 2 variétés nouvelles sont décrites ; 3 remaniements nomenclaturaux sont effectués. Le genre *Dubouzetia*, qui existe aussi en Nouvelle-Guinée, comporte ici 5 espèces et 1 variété endémiques (*D. novoguineensis* A. C. Smith, de Nouvelle-Guinée, est considéré comme une variété de *D. elegans* Brongn. & Gris). Les 9 espèces néocalédoniennes de *Sloanea*, toutes endémiques, appartiennent à l'ancien genre *Antholoma* Labill.

Les Monimiacées sont représentées dans ce territoire par 2 genres : *Hedycarya* J. R. & G. Forster et *Kibaropsis* Vieillard ex Jérémie. Les 8 (9 ?) espèces d'*Hedycarya* et l'unique espèce de *Kibaropsis* sont endémiques.

Les Amborellacées, Athérospermatacées et Triméniacées, incluses pendant longtemps au sein des Monimiacées, renferment chacune, en Nouvelle-Calédonie, 1 genre et 1 espèce endémique.

Les Chloranthacées sont représentées ici par un seul genre (*Ascarina* J. R. & G. Forster) avec 2 espèces endémiques ; une variété nouvelle est décrite.

Toutes les espèces sont décrites et localisées sur des cartes de répartition ; l'illustration est précise et abondante.

N. Hallé.

B. Verdcourt. *A revision of Macrotyloma (Leguminosæ).* Hooker's Icones Plantarum, Vol. XXXVIII, part IV. Bentham-Moxon Trustees, 138 p. + 15 cartes, 25 tab., 1 pl. h. texte, 1 fig. (1982). — £ 12, port compris.

Cette étude débute par une courte introduction consacrée surtout à l'historique du genre *Macrotyloma* (Wight & Arn.) Verdc., suivie d'une description générique en latin avec bibliographie et synonymie, des relations interspécifiques (illustrées par un diagramme), de la répartition géographique des espèces et de quelques données chimiques. Une clé dichotomique des 25 espèces reconnues précède leur traitement taxonomique.

Pour chaque espèce, l'auteur a donné la bibliographie et la synonymie complète (s'il y a lieu), une description latine présentée de manière uniforme (ce qui facilite les comparaisons), la liste des spécimens étudiés par pays avec désignation des types et, le plus souvent, divers commentaires taxonomiques, écologiques, morphologiques, etc. Trois espèces et deux variétés nouvelles sont décrites. De belles illustrations, réalisées par Patricia Halliday, précèdent chaque espèce et montrent, pour chacune d'elles, l'aspect général de la plante et divers détails d'importance taxonomique.

A la fin de l'ouvrage, après les références bibliographiques, on trouve une liste récapitulative des spécimens étudiés renvoyant aux différentes espèces et 15 cartes de répartition. Les spécialistes regretteront seulement l'absence d'un index général des divers taxons cités.

Clairement présentée et facile à consulter, cette révision constitue, sans nul doute, un apport important pour la connaissance de l'immense famille des *Leguminosæ* dont Verdcourt a une si grande expérience.

J. Jérémie.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur des collections conservées dans ses Laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nº 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nº 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nº 1 à 70 ; Botanique, nº 1 à 35 ; Écologie générale, nº 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nº 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977) 1979, 162 p., fig., pl.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 88 vol. parus.
- Flore du Gabon, 24 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 19 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 11 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 22 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP. Paris 6.193.02.K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP. Paris 4.481.43.T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP. Paris 14.522.31.T)

Abonnements 1982 : France : 160 F ; Étranger : 190 F.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B
ADANSONIA
Botanique
Phytochimie

Tome 5 — 1983

PARIS
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 5e

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **5**, 1983

Section B; ADANSONIA

SOMMAIRE

Aké Assi, L. & Paradis, G. — Arguments en faveur de l'origine anthropique des savanes littorales de Côte d'Ivoire .... nº 2 : 179-188

Allorge, L. & Couderc, H. — La syncarpie chez *Tabernanthe* et sa particularité dans la sous-famille des *Tabernæmontanoideæ* (*Apocynaceæ*) .... nº 2 : 223-236

Andraos, K. — Voir Blanc, P.

Aymonin, G. — Le Professeur Jacques Leandri (1903-1982) .... nº 1 : 3-10

Baretta-Kuipers, T. — Voir Nielsen, I.

Baudoin, R. — Voir Sastre, C.

Blanc, P. & Andraos, K. — Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (*Piperaceæ*) et les genres affines .... nº 3 : 259-282

Bogner, J. & Hotta, M. — A new *Hottarum* (*Araceæ*) from Sarawak .... nº 1 : 27-31

Bonsen, K. & Welle, B. J. H. ter. — Comparative wood and leaf anatomy of the *Cecropiaceæ* (Urticales) .... nº 2 : 151-177

Çelebioğlu, I., Favarger, C. & Huynh, K.-L. — Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre *Minuartia* (*Caryophyllaceæ*). I. Sect. *Minuartia* .... nº 4 : 415-435

Couderc, H. — Voir Allorge, L.

Cusset, C. — Contribution à l'étude des *Podostemaceæ* : 7. *Ledermanniella* Engl. sous-genre *Phyllosoma* C. Cusset .... nº 4 : 361-390

de Foresta, H. — Le spectre architectural : Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière .... nº 3 : 295-302

Descoings, B. — Les formations herbeuses dans la classification phytogéographique de Fosberg. .... nº 1 : 53-62

Favarger, C. — Voir Çelebioğlu, T.

Giraud, B. — Les cellules perforées des rayons ligneux chez les Euphorbiacées .... nº 2 : 213-221

Görts-van Rijn, A. R. A. & Punt, W. — Studies on the flora of the Guianas. 1. *Croton macradenis* (sect. *Podostachys*, fam. *Euphorbiaceæ*), a new species from the Guianas .... nº 2 : 199-204

Guinet, Ph. — Voir Nielsen, I.

Hallé, N. — Révision des *Hippocrateæ* (*Celastraceæ*) : 3. Fruits, graines et structures placentaires. .... nº 1 : 11-25

Hallé, N. — Végétation de l'île Rurutu et additions au catalogue de la flore des îles australes. .... nº 2 : 141-150

Hartley, T. G. — A revision of the genus *Comptonella* (*Rutaceæ*) .... nº 4 : 391-413

Hotta, M. — Voir Bogner, J.

Huynh, K.-L. — Voir Çelebioğlu, T.

Jérémie, J. — Description d'une nouvelle espèce d'*Hedycarya* (*Monimiaceæ*) de Nouvelle-Calédonie et confirmation de l'existence d'une 2e espèce de ce genre en Australie .... nº 3 : 247-258

Leroy, J.-F. — André Aubréville (1897-1982) : une œuvre immense et éblouissante sur la forêt tropicale........ nº 2 : 123-140

Lobreau-Callen, D. — Insectes pollinisateurs et pollen des fleurs à élaiophores........ nº 2 : 205-212

Nicolas, P. — Contribution à l'étude du genre *Hemionitis* L. : 1. Morphologie et anatomie de *H. arifolia* (Burm.) Moore (*Adiantaceæ*)........ nº 1 : 109-120

Nicolas, P. — Étude morpho-anatomique de *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels (Filicinée Leptosporangiée)........ nº 2 : 189-198

Nielsen, I., Guinet, Ph. & Baretta-Kuipers, T. — Studies in the Malesian, Australian and Pacific *Ingeæ* (*Leguminosæ-Mimosoideæ*) : the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes* (part 1)........ nº 3 : 303-329

Nielsen, I., Guinet, Ph. & Baretta-Kuipers, T. — Studies in the Malesian, Australian and Pacific *Ingeæ* (*Leguminosæ-Mimosoideæ*) : the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes* (part 2)........ nº 4 : 335-360

Paradis, G. — Voir Aké Assi, L.

Philipson, W. R. — *Arthrophyllum* (*Araliaceæ*) in New Caledonia : an amendment. nº 2 : 237

Poncy, O. — *Inga fanchoniana* Poncy (*Leguminosæ-Mimosoideæ*), espèce nouvelle de Guyane française........ nº 1 : 103-107

Portecop, J. — Voir Sastre, C.

Punt, W. — Voir Görts-van Rijn, A. R. A.

Sastre, C., Baudoin, R. & Portecop, J. — Évolution de la végétation de la Soufrière de Guadeloupe depuis les éruptions de 1976-77 par l'étude de la répartition d'espèces indicatrices. .... nº 1 : 63-92

Shang, Chih-bei. — Révision du genre *Macropanax* Miq. (*Araliaceæ*)........ nº 1 : 33-52

Shang, Chih-bei. — Révision du genre *Merrilliopanax* Li (*Araliaceæ*)........ nº 3 : 289-294

Tirel, C. — Une nouvelle espèce d'*Elæocarpus* (*Elæocarpaceæ*) de Nouvelle-Calédonie........ nº 3 : 283-287

Ugborogho, R. E. — Evolution of *Sida* L. (*Malvaceæ*) in West Africa........ nº 1 : 93-102

Welle, B. J. H. ter. — Voir Bonsen, K.

Revue bibliographique........ nº 2 : 239-241 ; nº 4 : 437-438

Dates de diffusion de la section B, 5, 1983 :

1er trimestre : 6 juillet 1983
2e trimestre : 8 novembre 1983
3e trimestre : 26 janvier 1984
4e trimestre : 15 mars 1984

ISSN 0240-8937

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique phytochimie

SERIE T. 5 1983 N° 1

Janvier-Mars 1983

MISSOURI BOTANICAL
SEP 15 1983
GARDEN LIBRARY

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.

Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les clés.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-parts seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.

— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.

— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1983 (prix h.t.)

Abonnement général (Sections A, B, C) : 1 080 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 670 F.
Section B : Adansonia, botanique : 300 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 195 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 5, 1983, section B, *ADANSONIA*, no 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

AYMONIN, G. — Le Professeur Jacques Leandri (1903-1982) 3

HALLÉ, N. — Révision des Hippocrateæ (Celastraceæ) : 3. Fruits, graines et structures placentaires 11

Revision of the Hippocrateæ (Celastraceæ) : 3. Fruits, seeds and placentary structures.

BOGNER, J. & HOTTA, M. — A new Hottarum (Araceæ) from Sarawak 27

Une nouvelle espèce d'Hottarum (Araceæ) du Sarawak.

SHANG, Chih-bei. — Révision du genre Macropanax Miq. (Araliaceæ) 33

Revision of the genus Macropanax Miq. (Araliaceæ).

DESCOINGS, B. — Les formations herbeuses dans la classification phytogéographique de Fosberg 53

The herbaceous formations in Fosberg's phytogeographical classification.

SASTRE, C., BAUDOIN, R. & PORTECOP, J. — Évolution de la végétation de la Soufrière de Guadeloupe depuis les éruptions de 1976-77 par l'étude de la répartition d'espèces indicatrices. 63

Evolution of the vegetation of La Soufrière (Guadeloupe) since the 1976-77 eruption by mapping the repartition of indicatory species.

UGBOROGHO, R. E. — Evolution of Sida L. (Malvaceæ) in West Africa 93

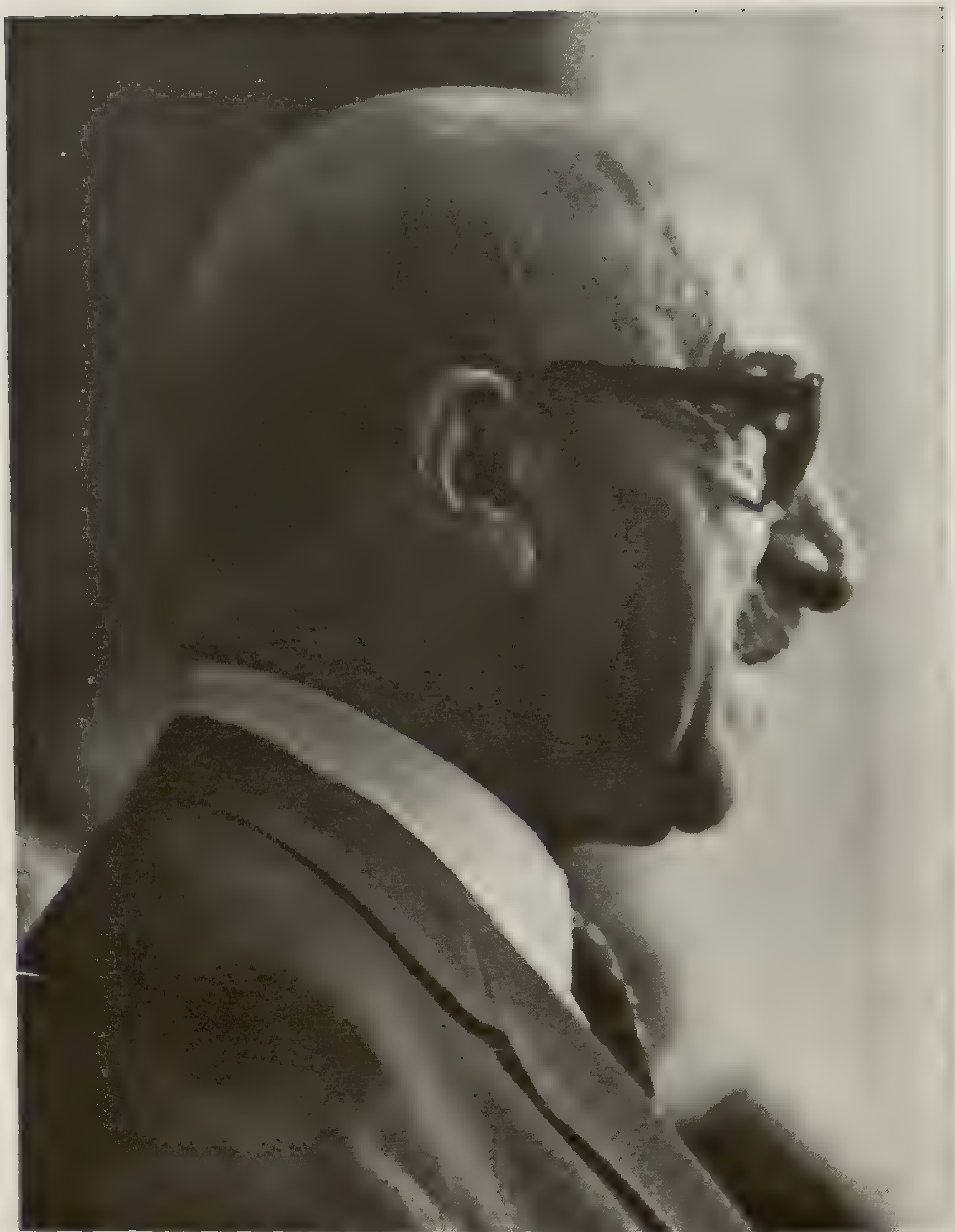
Evolution des espèces du genre Sida L. (Malvaceæ) d'Afrique occidentale.

PONCY, O. — Inga fanchoniana Poncy (Leguminosæ-Mimosoideæ), espèce nouvelle de Guyane française 103

Inga fanchoniana Poncy (Leguminosæ-Mimosoideæ), a new species from french Guyana.

NICOLAS, P. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. : 1. Morphologie et anatomie de H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceæ) 109

Contribution to the study of the genus Hemionitis L. : 1. Morphology and anatomy of H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceæ).



Le Professeur J. Léandri (photo P. Guex, 1971).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 3-10.

Le Professeur Jacques Leandri (1903-1982)

G. Aymonin

C'est avec une très grande tristesse que le Laboratoire de Phanérogamie et le Muséum apprenaient le décès survenu à Paris le 10 mai 1982 du Professeur Jacques Leandri, à l'âge de 78 ans.

Né le 12 juillet 1903, Jacques Leandri avait poursuivi de très brillantes études et était licencié-ès-sciences et diplômé d'études supérieures à 21 ans. Fréquentant dès 1921 des laboratoires du Muséum de Paris, c'est par le biais d'études sur l'anatomie des Bryophytes, puis des Phanérogames que Jacques Leandri s'engagea vers des recherches en botanique, ayant eu comme maîtres Gaston Bonnier, mais surtout Henri Lecomte et J. Costantin.

Boursier de doctorat au Muséum, puis pensionnaire de la Fondation Thiers, Jacques Leandri put entreprendre des travaux qui, au-delà de son service militaire, devaient le mener à la thèse d'État en 1930. Il s'attacha à analyser d'une manière originale diverses particularités anatomiques d'une famille végétale de position alors très controversée, les Thyméléacées. Ayant pu comparer les structures de divers organes (rhizomes, tiges, feuilles, fleurs) pour de nombreuses espèces couvrant presque tous les genres alors connus, Leandri apporta une contribution de premier ordre à la connaissance de cette famille. Il mit en évidence que les anomalies de disposition des tissus conducteurs s'avéraient représenter des caractères soit primitifs, soit secondaires et que les cribles inclus dans le bois secondaire, formés très tôt, perdaient peu à peu leurs qualités de tissus conducteurs. Par la comparaison des différences de structures anatomiques, Leandri pu conforter la délimitation d'un certain nombre de taxons génériques ou supra-génériques. L'étude des types de vascularisation du tube floral permit de montrer que ce tube était en fait souvent dû à la concrescence de quatre verticilles et qu'en conséquence les Thyméléacées ne pouvaient être considérées comme de vraies apétales où on les classait. Leandri allait plus loin et proposait sur des arguments très solides de rapprocher cette famille des Dialypétales Caliciflores, plus spécialement des Rosales, opinion que devaient corroborer des travaux menés quelques années plus tard et admise de fait aujourd'hui puisque les Thyméléacées sont inféodées aux Myrtales, ordre de *Rosidæ*.

Un autre aspect original des recherches de Leandri sur cette famille — et qui lui permit d'ailleurs de songer à la nature ontogénique des particularités évoquées ci-dessus — fut d'analyser les anomalies chez des groupes de plantes typiques de certaines conditions stationnelles ou de certaines zones climatiques et de démontrer que les anomalies de structure n'étaient pas en rapport avec les conditions écologiques et que seuls certains caractères anatomiques exprimaient quelques faits adaptatifs.

J. Leandri poursuivit ensuite de nombreuses recherches sur la systématique des Thyméléacées, assurant des révisions de la famille pour Madagascar (1930-1931), puis publiant

les synthèses (Catalogue, 1934 ; Flore de Madagascar et des Comores, 1950) et rédigeant aussi plusieurs notes ou mémoires, soit d'ordre systématique, soit biogéographiques sur la famille dans le sud-est asiatique.

Venu à la systématique des Thyméléacées par l'anatomie, c'est aussi par des observations anatomiques extrêmement fouillées que Leandri aborda l'étude des Euphorbiacées, famille immense, très diversifiée, dont il devait devenir l'un des excellents spécialistes mondiaux. En fait, c'est surtout aux Euphorbiacées de Madagascar que Leandri se consacra dès 1931, tout en étendant très largement ses comparaisons sur les groupes d'Afrique continentale. Les résultats de ses recherches classificatoires se traduisent par une soixantaine de notes, mémoires ou ouvrages (Flore de Madagascar et des Comores), touchant plus spécialement certains groupes : Phyllanthées, Euphorbes succulentes coralliformes ou épineuses, et surtout le genre *Croton*, où les phénomènes d'évolution morphologique récente se trouvent couplés avec une spéciation ou une microspéciation extraordinairement complexes à Madagascar.

Analyste extrêmement précis, soucieux de donner place au plus grand nombre d'éléments comparatifs, Jacques Leandri décrivit tant dans les Thyméléacées que les Euphorbiacées plusieurs dizaines d'unités taxinomiques nouvelles, incluant des genres et publia aussi des synthèses sur plusieurs autres familles de la Flore de Madagascar et des Comores, en particulier les Urticacées, certaines Moracées, etc. Il reconnut aussi pour la première fois sur le territoire malgache la présence des Trigoniacées et y définit la famille des Didymélacées, plantes à fleurs peut-être primitivement d'une extrême simplicité, pouvant s'apparenter aux Leitneriacées américaines.

J. Leandri effectua plusieurs missions à Madagascar (ainsi que quelques tournées botaniques autour de la Méditerranée), et on lui doit la découverte dans l'ouest malgache de populations sauvages du célèbre Flamboyant (*Delonix = Poinciana regia*) dont la patrie était demeurée ignorée jusqu'alors (1933). Il publia plusieurs notes de phytogéographie régionale, en particulier à propos de la réserve naturelle de l'Antsingy et des types de végétation sur modelé karstique. Son attachement pour la protection de la nature l'amena aussi à travailler à des projets de réserves naturelles en Corse, son pays d'origine dont il connaissait parfaitement la flore.

Ayant manifesté très tôt son intérêt pour l'histoire de la botanique (et plus généralement l'histoire des sciences), Leandri rédigea, dès 1930, avec H. Lecomte, une étude très significative et pionnière sur l'œuvre botanique de Lamarck. Plus tard, il aborda sous des angles variés, en faisant preuve de connaissances méthodiques très approfondies de l'évolution dans le temps de notre discipline scientifique, des thèmes aussi variés que la géobotanique soviétique, le développement des recherches floristiques à Madagascar, la place et l'œuvre d'Henri Baillon ou de Michel Adanson, l'importance de la contribution de nombreux systématiciens français liés au Muséum à la découverte des richesses végétales tropicales, tant africaines, qu'asiatiques ou américaines.

Ces mémoires très documentés, élaborés dans le souci constant d'évoquer le rôle considérable du Muséum dans l'avancement des connaissances fondamentales en botanique exotique, demeurent des sources de renseignements et d'enseignements de grande valeur

C'est aussi avec beaucoup de justesse et de fidélité que Jacques Leandri sut souvent rendre hommage à des collègues disparus, dans des notices parfaitement équilibrées.

Jacques Leandri assura au Laboratoire de nombreuses tâches de gestion, tant pour ce qu'il convient d'appeler l'intendance courante, qu'en ce qui concerne la tenue des Herbiers malgaches et la préparation des publications. C'est une part importante de son temps qu'il consacra ainsi avec dévouement au fonctionnement du Laboratoire.

Il participa aussi aux enseignements destinés aux Forestiers du cadre tropical de 1929 à 1951, collabora à la préparation ou la conduite d'excursions botaniques du Laboratoire de Phanérogamie.

Il était Lauréat de la Société botanique de France et de l'Institut, Chevalier du Mérite agricole, officier d'Académie et de l'Instruction publique.

La liste des publications de Jacques Leandri, que l'on trouvera en complément de cet hommage, compte plus de 170 titres : notes, mémoires, ouvrages, auxquels il conviendrait d'ajouter nombre d'analyses bibliographiques ; cette liste donnera une image de la diversité des thèmes que pouvait traiter Jacques Leandri, mais montrera aussi combien cet éminent systématicien s'était intéressé à la connaissance botanique de Madagascar : quelques 120 travaux en effet se rapportent la plupart exclusivement à la flore ou la végétation de la Grande Ile.

Pratiquant l'anglais, l'allemand et l'italien, le Professeur Leandri était également Diplômé de l'École des langues orientales pour le malgache. Sa parfaite connaissance du grec classique et du latin était unanimement et combien souvent appréciée. Savant extrêmement cultivé, tant dans les domaines littéraires que scientifiques, Jacques Leandri rendait inlassablement d'inappréciables services à tous au Laboratoire de Phanérogamie lorsque se posaient de difficiles problèmes de diagnoses, de nomenclature et de bibliographie spécialisée. Depuis son départ à la retraite en 1967, ses activités s'étaient poursuivies, et bien peu de temps avant son hospitalisation, Jacques Leandri travaillait toujours très régulièrement au Laboratoire.

Ses Collègues au Muséum (où il fut assistant — 1932-1942 —, sous-directeur puis professeur sans chaire — 1942-1967 —, au Laboratoire de Phanérogamie), comme ses confrères de nombreuses sociétés savantes (Société botanique de France, Société de Biogéographie, Société d'Acclimatation, AETFAT, etc.) où il apporta souvent un concours très apprécié, gardent le souvenir du botaniste à l'exceptionnelle érudition que fut Jacques Leandri. Ils mesurent chaque jour combien est grand le vide créé par sa disparition.

A Madame Leandri et à sa famille, au nom de tous, nous exprimons notre vive sympathie et nos condoléances émues.

*
* *

LISTE CHRONOLOGIQUE DES PUBLICATIONS

(établie avec la collaboration de J. Mallet]

1924. — *Anatomie de la tige des Muscinées*, Paris, 48 p.

1928. — Structure particulière du rhizome d'un Daphne. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 75 : 243-248.
— Le liber interne chez les Daphne. *Ibid.* : 497-504.

1929. — Thyméléacées nouvelles de Madagascar (Gnidiées). *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 1 : 435-437.
— Description de Thyméléacées de Madagascar (Lasiosiphon, Arthrosolen). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 76 : 1039-1043.

1930. — Recherches anatomiques sur les Thyméléacées. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10e sér., 12 : 125-237.
— Nouvelles Thyméléacées de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 77 : 32-35.
— Révision des Thyméléacées de Madagascar. I. *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 2 : 668-676.
— L'œuvre botanique de Lamarck (en collaboration avec H. Lecomte). *Archives Muséum* (volume du centenaire) : 31-44.

1931. — Observations sur les rhizomes à structure anormale de quelques espèces africaines de Gnidia. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 78 : 307-312.
— Révision des Thyméléacées de Madagascar. II. *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 3 : 148-160.
— Note sur les Chénopodiacées de Madagascar. *Ibid.* : 329-332.
— Croton nouveaux de Madagascar. *Ibid.* : 367-370.
— Cératophyllacées, Gnétacées, Cycadacées. *Flore générale de l'Indochine* 5 : 1052-1062 ; 1085-1092.

1932. — La véritable position systématique de l'Ilex madagascariensis Lam. (en collaboration avec H. Humbert). *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 4 : 118-121.
— Sur la présence du genre Uroplatus (Lacertiliens, Geckonidés) dans l'ouest de Madagascar. *Bull. Acad. malgache* 14 : 74.

1933. — Nouveaux Phyllanthus de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 80 : 371-373.
— Sur la station d'origine du Poinciana regia Boj. *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 5 : 413-414.
— Compte rendu d'une mission au Bemaraha (ouest de Madagascar). *Ibid.* : 411-412.

1934. — Un Pachypodium (Apocynacées) nouveau de l'ouest de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 81 : 141.
— Espèces et localités nouvelles d'Euphorbiacées d'Afrique et de Madagascar. *Ibid.* : 449-454.
— Espèces nouvelles de Drypetes (Euphorbiacées) de la Côte d'Ivoire. *Ibid.* : 458-460.
— Espèces nouvelles de Savia (Euphorbiacées) de Madagascar. *Ibid.* : 587-589.
— Sur la présence à Madagascar du genre Glochidion (Euphorbiacées). *Ibid.* : 606-607.
— Thyméléacées. *Catalogue des Plantes de Madagascar, publié par l'Académie malgache* : 1-9.
— Chénopodiacées. *Ibid.* : 1-8.
— Plantes nouvelles ou critiques des serres du Muséum (en collaboration avec F. Gagnepain & A. Guillaumin). *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 6 : 119-122.

1935. — Uapaca (Euphorbiacées) nouveaux d'A.O.F. (en collaboration avec A. Aubréville). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 82 : 49-55.
— Un Lomatophyllum nouveau de la région de l'Antsingy (ouest de Madagascar). *Not. Syst.* 5 (1) : 76-78.
— Euphorbiacées. *Catalogue des Plantes de Madagascar, publié par l'Académie malgache* : 1-51.
— Excursion au mont Ambohiby (Madagascar). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 82 : 609-612.

1936. — Une variété nouvelle du Jatropha kamerunica dans la forêt de type soudanais au Sénégal. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 83 : 525.

— Sur la formation du faux rhytidome chez le Securinega Perrieri. *Ibid.* : 701-703.
— Le milieu et la végétation de la Réserve naturelle de l'Antsingy (Madagascar). *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 8 : 557-572.

1937. — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. I-II. Phyllanthées. *Not. Syst.* 6 : 11-35 ; 7 : 185-199.
— Les caractères du district nord du secteur du Menabé (ouest de Madagascar). *C. R. Soc. Biogéogr.* 116 : 8-9.
— Sur l'aire et la position systématique du genre malgache Didymeles Thouars. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10e sér., 19 : 309-318.
— Sur la distribution et les affinités des Phyllanthées de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 84 : 61-72 ; 93-98.
— Reconnaissance botanique de la partie centrale de l'Ouest malgache : la région de l'Antsingy et le Menabé septentrional. *Bull. Acad. Malg.* 19 : 1-37.
— Visite à une Réserve naturelle de l'ouest de Madagascar : la forêt de l'Antsingy. *La Terre et la Vie* 1937 (1) : 30-45.

1938. — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. III. *Not. Syst.* 8 : 168-197.
— Euphorbiacées malgaches nouvelles récoltées par H. Perrier de la Bâthie. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 85 : 523-533.

1939. — Les Croton de Madagascar et des îles voisines. *Ann. Mus. Col. Marseille* 5-7 : 1-100.
— Le genre Tragia à Madagascar. *Bull. Acad. malgache* 21 : 65-68.

1940. — Sur un genre malgache nouveau d'Euphorbiacées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 87 : 279-285.

1941. — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. IV. *Not. Syst.* 9 : 156-188.
— Un Thyridaria nouveau, parasite sur l'Aquilaria malaccensis Lam. *Rev. de Mycol.* 6 : 95-97.
— Sur la mitose dans une plantule tricotyle de Haricot. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 88 : 421-424.

1942. — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. V. Macaranga. *Not. Syst.* 10 : 138-172.

1943. — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. VI. Acalyphées. *Not. Syst.* 10 : 252-291. VII. Daléchampiées, 11 : 35-46.
— La végétation du modelé karstique sous climat tropical à saison sèche (ouest de Madagascar). *C. R. Soc. Biogéogr.* 167-168 : 15-18.

1944. — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. VIII. Bridéliées, Géloniées. *Not. Syst.* 11 : 151-159.

1945. — Euphorbiacées récoltées à Madagascar par M. Ch. d'Alleizette. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 91 : 224-226.
— Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. IX. Groupe de l'Euphorbia pyrifolia et observations sur la section Goniostema. *Not. Syst.* 12 : 64-79.
— Quelques galles d'Euphorbiacées malgaches. *Revue franç. d'Entom.* 12 : 51-52.

1946. — Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. X. Euphorbes du groupe Diacanthium. *Not. Syst.* 12 : 156-164.
— Noms indigènes de végétaux du Menabé septentrional (Madagascar) (en collaboration avec J. Faublée). *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 17 : 435-442 ; 514-516.
— Sur les possibilités d'établissement de Réserves biologiques en Corse. *Ibid.* 18 : 45-49.

1947. — Nouvelles observations sur les Thyméléacées de Madagascar. *Not. Syst.* 13 : 38-55.
— Une Euphorbe nouvelle curieuse de Madagascar. *Ibid.* : 60-61.
— Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. XI. Euphorbes de la section Anisophyllum. *Ibid.* : 110-118.

1948. — Contribution à l'étude des Artocarpoideæ de Madagascar. *Ibid.* : 171-181.
— Euphorbiacées récoltées à Madagascar et aux Mascareignes, par MM. Lam & Meeuse en 1938. *Ibid.* : 182-187.

— Contribution à l'étude des Moracées de Madagascar (Moroideæ). *Mém. Inst. Scient. Madag.*, sér. B, I : 1-37.
— Notes biogéographiques sur les Urticacées de Madagascar et des Comores. *C. R. Soc. Biogéogr.* 209 : 48.
— Les résultats obtenus par la géobotanique soviétique jusqu'à la guerre. *Ibid.* 212 : 3-7.
— Un projet de Réserve biologique en Corse. *La terre et la Vie* 95 : 9-20.

1949. — Notes biogéographiques sur les Urticacées de Madagascar. *Mém. Inst. Scient. Madag.*, sér. B, I : 75-79.
— Sur les affinités des Euphorbiacées de Madagascar. *Mém. Acad. malg.*, t. h. s. : 163-167.
— Sur la présence d'une Trigoniacée dans la Flore malgache. *C. R. Acad. Sc. Paris* 229 : 846-848.
— Contribution à l'étude des Thyméléacées d'Indochine. *Rev. intern. Bot. Appl.* 323 : 497-505.
— Les tourbières et leur étude. *La terre et la Vie* 95 : 161-187.
— Promenade à travers la flore malgache. *Ibid.* 96 : 146-155.

1950. — Itinéraires botaniques dans l'Ouest malgache. *Bull. Soc. Biogéog.* 231 : 38.
— Thyméléacées, *in* H. Humbert. *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 146 : 40 p.
— Points de vue sur le problème de l'ornithophilie. *La Terre et la Vie* 97 : 86-100.
— Quelques aspects de la végétation et de la protection de la Nature en Corse. *Ibid.* : 138-158.
— Des Conifères de la Flore tertiaire récoltés vivants en Chine. *Ibid.* : 159-160.

1951. — Sur quelques traits de la végétation des plateaux calcaires dans l'ouest de Madagascar. *Webbia* 8 : 155-176.

1952. — Observations sur quelques Thyméléacées indochinoises. *Not. Syst.* 14 : 288-292.
— Recherches botaniques à Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 99 : 206-236.
— Les arbres et grands arbustes malgaches de la famille des Euphorbiacées. *Naturaliste malgache* 4 (1) : 47-82.
— Les Euphorbes épineuses et coralliformes de Madagascar. *Cactus* 7 : 1-6.

1953. — Les Urticacées de Madagascar. *Ann. Mus. Col. Marseille* 6 (7-8) : 1-93.
— Moracées (excl. Ficus), *in* H. Humbert. *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 55 : 1-39 ; 71-76.
— Les Euphorbes épineuses et coralliformes de Madagascar. *Cactus* 7 : 39-44 ; 95-100 ; 109-114 ; 141-146.

1954. — Sur la distribution et les affinités des Thyméléacées de l'Indochine orientale. *C. R. 8e Congrès sci. Pacif.*, Quezon (Philippines) : 72 ; 198-199.
— Une mission botanique à Madagascar. *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 25 : 599-604.
— Cinquante ans de recherches botaniques à Madagascar (en collaboration avec H. Humbert). *Mém. Acad. malg.*, vol. h. s. : 150-170.

1955. — Une mission botanique à Madagascar en 1952-1953. *Mém. Inst. Scient. Madag.*, sér. B, 5 : 87-108.
— Trigoniacées (en collaboration avec H. Perrier de la Bâthie) *in* H. Humbert. *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 108 bis : 4 p.
— Les Euphorbes malgaches épineuses et charnues du Jardin botanique de Tsimbazaza (en collaboration avec E. Ursch). *Mém. Inst. Scient. Madag.*, sér. B, 5 : 109-186.
— Marcel Pichon, 1921-1954 (en collaboration avec H. Humbert). *Taxon* 4 (1) : 1-2.
— M. Pichon (1921-1954). *J.A.T.B.A.* 1 : 373.

1956. — Sur les Euphorbiacées du massif du Marojejy, *in* H. Humbert. Une merveille de la nature à Madagascar. *Mém. Inst. Scient. Madag.*, sér. B, 6 : 269-271.
— Résurrection de l'Euphorbia leuconeura Boiss. (en collaboration avec J. Marnier-Lapostolle). *Cactus* 51 : 83-86.
— Euphorbiacées malgaches nouvelles récoltées par M. R. Capuron. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 103 : 604-608.

— Marchel PICHON, 1921-1954 (en collaboration avec H. HUMBERT). *Not. Syst.* 15 : 107-112.

1957. — Sur quelques témoins de la végétation primitive du versant occidental des hauts plateaux malgaches (partie centrale). *Bull. Jard. bot. de l'État, Bruxelles*, 27 : 209-216.
— Notes systématiques sur les Euphorbiacées-Phyllanthées de Madagascar. *Mém. Inst. Scient. Madag.*, sér. B, 8 : 205-261.
— Au sujet du Fatoua madagascariensis (en collaboration avec J. BOSSER). *Natural. malg.* 9 (1) : 37-40.
— Les espèces malgaches du genre Cleistanthus Hook. f. (Euphorbiacées). *Ibid.* : 41-47.
— Quelques galles d'Euphorbiacées, Moracées et Urticacées malgaches. *Ibid.* : 49-52.
— Sur la distribution et les affinités des Thyméléacées d'Indochine orientale. *Proc. eighth Pacif. Sc. Congr.* 4 : 579-587, Quezon City.
— Comptes rendus des séances de taxinomie, Systématique et Phylogénie des Phanérogames. *C. R. 8e Congr. Inst. Bot. Paris*, sect. 4 : 20-76 et 80-93.

1958. — Progrès récents des recherches floristiques à Madagascar Paris, 1957. *Bull. A.E.T.F.A.T.* : (3e Ass. gén.), 18, Coimbra.
— Euphorbia mandravioky nom. nov., et un nom nouveau pour une sous-section du genre Euphorbe. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 104 : 499-501.
— Euphorbiacées (tome 1), *in* H. HUMBERT. *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 111, 210 p., 34 pl.
— Une espèce malgache nouvelle du genre Danguyodrypetes. *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 29 : 508-510.

1959. — Le problème du Casearia bridelioides Mildbr. ex Hutch. et Dalz. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 105 : 512-518.
— Kerrdora, a superfluous genus of Thymelæaceæ. *Rep. and Proc. IX th. Pacific Science Congress.* Bangkok 1957 (paru 1959), p. 376.
— Progrès récents des recherches botaniques à Madagascar. Introduction ; phanérogames ; phytogéographie ; botanique appliquée ; appendice. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 106 : 35-36 ; 46-97.

1960. — Rapport pour l'attribution du prix de Coincy en 1959. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 106 : 490-491.
— Jean Arènes, 1898-1960. *Not. Syst.* 16 : 217-219.

1961. — Progrès récents dans les recherches floristiques à Madagascar. *Mem. Soc. Brot.* 13 : 79-85.
— Jean Arènes, 1898-1960. *C. R. somm. séances Soc. Biogéogr., Paris*, 323 : 29-30.
— Missions botaniques à Madagascar en 1960. *Bull. Muséum Paris*, 2e sér., 33 : 336-340.
— Rapport pour l'attribution du Prix Gandoger en 1960. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 107 : 353.

1962. — Un grand systématicien français émule d'Adanson : Ernest-Henri Baillon, 1827-1895. *Adansonia*, sér. 2, 2 (1) : 3-15.
— Notes systématiques, phénologiques et autoécologiques sur l'Euphorbia orthoclada Bak. *Ibid.* : 117-121.
— Deux grands artisans de la floristique tropicale : Henri Lecomte (1856-1934) et Achille Finet (1863-1913). *Ibid.* 2 (2) : 147-158.
— Notes sur les Euphorbiacées malgaches. *Ibid.* : 216-223.
— Sabourea, genre nouveau de Flacourtiacées (?) de Madagascar. *Ibid.* : 224-227.
— Le laboratoire de Phanérogamie. *Développement africain.* 3 : 26-27.
— Henri Perrier de la Bâthie (11 août 1873-2 octobre 1958). *Taxon* 2 : 1-3.

1963. — Un botaniste français pionnier de la floristique brésilienne : Auguste-François-Marie Glaziou (28 août 1828-30 mars 1906) et ses collections au Muséum. *Adansonia*, sér. 2, 3 (1) : 5-18.
— Notes sur les Urticacées malgaches. *Ibid.* : 78-88.
— Addition aux Moracées introduites à Madagascar. *Ibid.* : 89-90.
— Louis Pierre, botaniste de terrain et systématicien français (1833-1905). *Ibid.* (2) : 207-220.
— Une espèce nouvelle du genre Tisonia (Flacourtiacées) à Madagascar. *Ibid.* : 232-235.

— Les « Familles des Plantes » d'Adanson (1763) à leur second centenaire. *Ibid.* 3 (3) : 313-326.

1964. — Le professeur Charles Baehni (1907-1964). *Ibid.* 4 (2) : 205-207.
— Ernest Cosson, floriste français (1819-1889) et l'étude botanique de l'Afrique du Nord. *Ibid.* 4 (3) : 355-365.
— Urticacées, *in* H. Humbert. *Flore de Madagascar et des Comores* (Plantes vasculaires), fam. 56, 107 p., 19 pl.

1965. — Aimé Bonpland, voyageur et botaniste français (1773-1858). *Adansonia*, sér. 2, 5 (2) : 141-151.
— Une nouvelle Euphorbe aphylle de Madagascar. *Ibid.* : 207-212.
— Sabourea synonyme de Talinella. *Ibid.* 5 (3) : 357.

1966. — Aimée Camus (1er mai 1879-17 avril 1965). *Ibid.* 6 (1) : 3-21.
— Un naturaliste du Muséum à la recherche des Quinquinas : Hugh Algernon Weddell, 1819-1877. *Ibid.* 6 (2) : 165-173.
— Observations sur l'Euphorbia oncoclada Drake et sur quelques Euphorbes coralliformes malgaches. *Ibid.* 6 (3) : 331-350.
— François Pellegrin, 1881-1965. *Bull. A.E.T.F.A.T.* 17 : 11-12.
— Aimée Camus, 1879-1965. *Ibid.* : 12.
— François Pellegrin (1881-1965). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 112 : 182-184.
— René Metman (16 février 1879-9 février 1965). *Ibid.* : 185-186.
— François Pellegrin, 21 septembre 1881-9 avril 1965. *Taxon* 14 : 249-250.

1967. — Robert Willmann, 1896-1966. *Adansonia*, sér. 2, 6 (4) : 643.
— La végétation naturelle de Madagascar. *Ibid.* 7 (1) : 109-110.
— Emmanuel Drake del Castillo (1855-1904), botaniste et grand collectionneur. *Ibid.* : 3-9.
— La fin de la dynastie des Jussieu et l'éclipse d'une chaire au Muséum (1853 à 1873). *Ibid.* 7 (4) : 443-450.

1968. — Un pharmacien provençal découvre une partie de la flore du Nouveau Monde : J. B. C. Fusée Aublet et l' « Histoire des Plantes de la Guyane française ». *Ibid.* 8 (2) : 137-146.
— Les botanistes américains et la construction de la galerie de Botanique du Muséum national d'Histoire naturelle. *Ibid.* 8 (3) : 261-264.

1969. — Sur quelques espèces malgaches de Croton (Euphorbiacées). *Ibid.* 9 (4) : 497-510.

1970. — Raymond Benoist, 10 juin 1881-17 janvier 1970. *Ibid.* 10 (2) : 171-181.
— Quatre Croton nouveaux du sud de Madagascar. *Ibid.* : 183-190.
— Rectification au sujet des subdivisions du genre Croton (Euphorbiacées). *Ibid.* 10 (2) : 191.
— Croton malgaches. *Ibid.* 10 (3) : 309-314.
— Deux galles d'inflorescence chez les Croton malgaches. *Ibid.* 10 (4) : 499-500.
— Raymond Benoist, 1881-1970. *J. Agric. Trop. Bot. appl.* 17 : 346-347.

1971. — Évolution morphologique récente des Croton malgaches. *Adansonia*, sér. 2, 11 (1) : 41-46.
— Botanique et marine à voiles : Charles Gaudichaud (1789-1854) et le Muséum. *Ibid.* 11 (3) : 405-424.
— Un sous-genre malgache nouveau de Tragia (Euphorbiacées). *Ibid.* 11 (3) : 437-439.

1972. — Croton nouveaux de l'ouest de Madagascar (Euphorbiacées). *Ibid.* 12 (1) : 65-71.
— Le genre Cleidion (Euphorbiacées) à Madagascar. *Ibid.* 12 (2) : 193-196.
— Contribution à l'étude des Croton malgaches à grandes feuilles argentées. *Ibid.* 12 (3) : 403-408.

1973. — Quelques Croton malgaches nouveaux. *Ibid.* 13 (2) : 173-176.
— Deux espèces et une variété malgaches de Croton. *Ibid.* 13 (3) : 295-297.

1974. — Un Croton nouveau de l'est de Madagascar. *Ibid.* 13 (4) : 423-424.

1976. — Croton appertii, Euphorbiacée nouvelle du sud-ouest de Madagascar. *Ibid.* 15 (3) : 331-332.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 11-25.

Révision des *Hippocrateæ* (*Celastraceæ*) :
3. Fruits, graines et structures placentaires

N. Hallé

Résumé — Chez les *Hippocrateæ*, la graine typique d'*Hippocratea* est d'un modèle fondamental ailé, glabre, à raphé transalaire, modèle qui se retrouve chez plusieurs genres dont *Lœseneriella*, *Simirestis*, *Pristimera*. Chez des espèces à graines ainsi ailées appartenant aux genres *Hippocratea* et *Lœseneriella*, on trouve exceptionnellement des formes à ailes réduites ou même des graines aptères. Dans des genres à graines typiquement aptères comme *Elachyptera* et *Cuervea*, on trouve des espèces à graines ailées. Des considérations morphologiques et biogéographiques permettent d'estimer que toutes ces graines aptères sont des cas de régression. *Simicratea* N. Hallé est un nouveau genre présentant des structures placentaires remarquables. *Helictonema* Pierre est reconsidéré : les caractères très importants de son fruit et de sa graine s'interprètent comme spécialement archaïques. Création du genre nouveau *Semialarium* N. Hallé venant se substituer au genre invalidé *Hemiangium*.

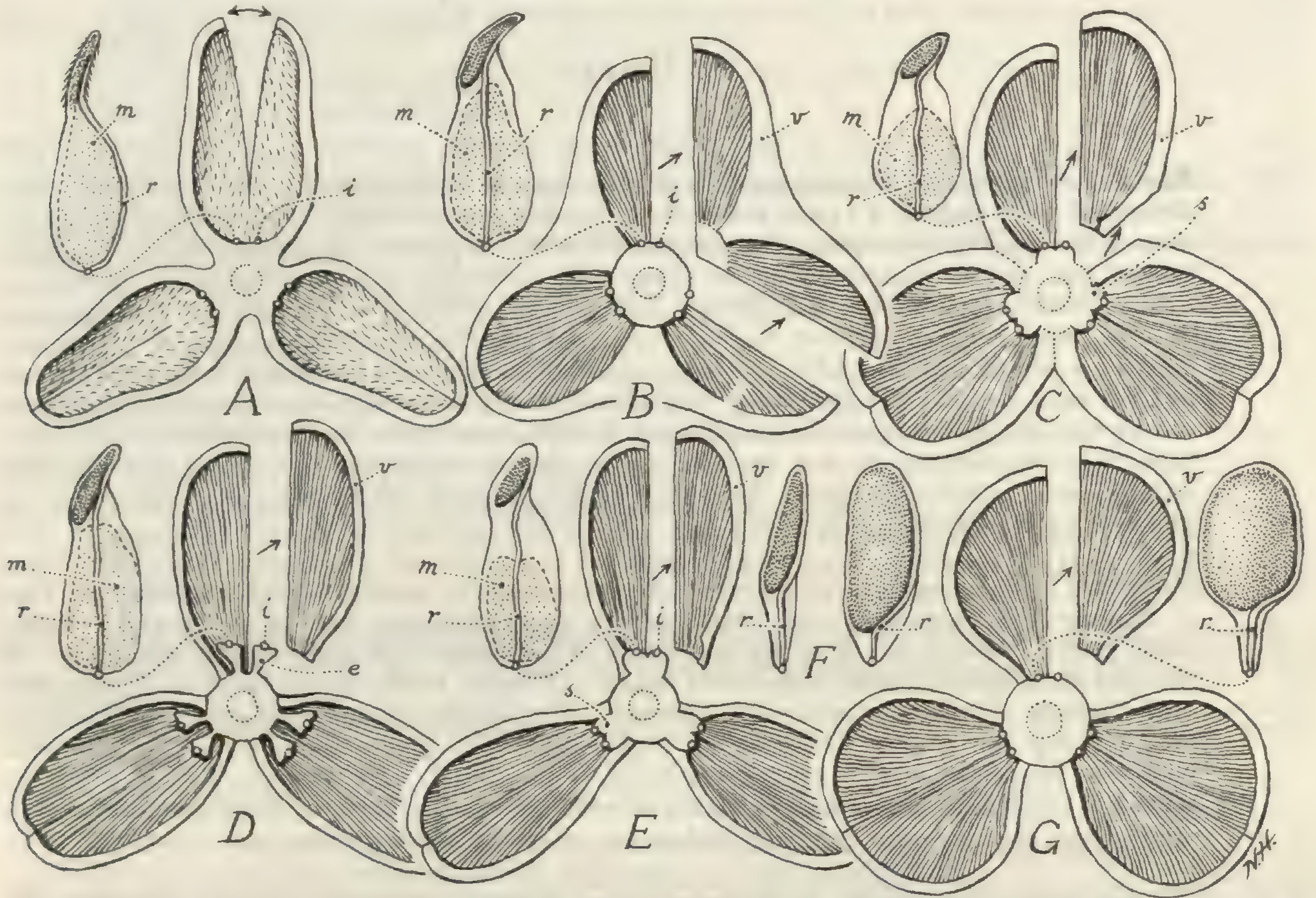
Summary : The seed of *Hippocratea* (*Hippocrateæ*) is morphologically similar to that of *Lœseneriella*, *Simirestis* and *Pristimera* in being glabrous, having wings and a transverse raphe. However, in some species of *Hippocratea* and *Lœseneriella* the wings are reduced and apteral seeds sometimes occur. Winged seeds rarely occur in *Elachyptera* and *Cuervea* which are otherwise apteral. Morphological and biological observations are showing the apteral state to be regressive. The genus *Simicratea* N. Hallé that possesses remarkable placentary structures is described. *Helictonema* Pierre, of which the very important characters of fruit and seed are seen as archaic, is reconsidered. The new genus *Semialarium* N. Hallé takes the place of *Hemiangium* (*gen. inval.*).

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

I. INTRODUCTION. — Pl. 1.

Parmi les *Elachyptera* A. C. Smith, qui sont caractérisés par un type de structure florale très homogène et par divers caractères de l'appareil inflorescentiel (A. C. Smith, 1940, p. 383 ; R. Wilczek, 1960, p. 138 ; N. Hallé, 1978, p. 412) on trouve à la fois des espèces à graines aptères, dont 2 en Amérique (*E. floribunda* (Benth.) A. C. Smith, *E. micrantha* (Camb.) A. C. Smith) et 2 en Afrique (*E. bipindensis* (Loes.) Wilczek, *E. holtzii* (Loes. ex Harms) Wilczek), une espèce à aile de la graine réduite (*E. festiva* (Miers) A. C. Smith), du Brésil, et enfin une espèce à graine ailée (*E. parvifolia* (Oliv.) N. Hallé), d'Afrique.

Dans le genre *Hippocratea* L. (au sens strict selon A. C. Smith) dont le plus remarquable caractère est celui du pollen en polyades (composées de 4 tétrades ou de 16 monades), toutes les graines étaient connues comme ailées, la longueur de l'aile étant toutefois assez variable. Or des graines aptères ont été trouvées sur une forme extrême d'*Hippocratea volubilis* L. d'Amérique centrale : *W. A. Schipp S91*, British Honduras, Sittee River, 10.9. 1930, G! (Pl. 2, *16*).



Pl. 1. — Tribu des **Hippocrateæ**, schémas des structures des fruits : **A**, *Helictonema* (1 sp.) ; **B**, *Anthodon* (2 sp.) ; **C**, *Semialarium* (1 sp.) ; **D**, *Hippocratea* (3 sp.), *Lœseneriella* (16 sp.), *Simirestis* (4 sp.), *Pristimera* (24 sp.), *Apodostigma* (1 sp.), *Reissantia* (6 sp.), *Cuervea* (1 sp.), *Elachyptera* (1 sp.) (+ pour mémoire *Campylostemoneæ*) ; **E**, *Simicratea* (1 sp.) ; **F**, graines de fruits à structures ± voisines de E et G, *Hylenæa* (2 sp.) et *Elachyptera* (5 sp.) ; **G**, *Cuervea* (4 sp.). — e, étui funiculaire ; i, insertions éminale ; m, membrane alaire très mince ; r, raphé ; s, socle placentaire ; v, valve caduque.

Dans le genre *Lœseneriella* A. C. Smith plus riche encore en espèces mais absent du nouveau monde, et qui présente les plus longues et belles graines ailées de la tribu (jusqu'à 7,5 à 8 cm, *L. camerunica* (Loes.) N. Hallé), l'espèce *L. urceolus* (Tulasne) N. Hallé de Madagascar est à graine souvent brièvement ailée : l'aile peut n'atteindre que la moitié ou même le tiers de la longueur totale de la graine. Une autre espèce indomalaise et mélanésienne, *L. macrantha* (Korth.) A. C. Smith, a une aile à la fois réduite et variable, et un cas de graine aptère a même été rencontré : *T. G. Hartley 10432*, E Lae, 27.6.1962, L! (conspécificité confirmée !), Pl. 3, *n*.

Ces faits multiples conduisent à considérer que, dans la tribu, le caractère aptère de la graine se présente comme d'une valeur générique médiocre ; sa valeur serait plutôt spécifique (*Elachyptera* et *Cuervea*) ou parfois seulement sous-spécifique comme dans les cas cités ci-dessus chez *Hippocratea* et *Lœseneriella.*

Ces faits nous paraissent étayer l'hypothèse que la graine aptère chez les *Hippocrateæ* est plutôt une étape de surévolution : ainsi il s'agirait d'une acquisition récente par rapport aux caractères génériques essentiels qui sont bien floraux, tandis que la graine ailée à téguments glabres et à aile traversée par le raphé présenterait une structure fondamentale et vraisemblablement ancienne de la tribu.

Nous examinerons les caractéristiques de ce modèle de graine, ses variations et les modèles distincts qui s'en rapprochent, les caractères des valves carpellaires, du réceptacle fructifère et du funicule après accrescence. Mais tout d'abord qu'en est-il du genre *Cuervea* ?

II. **CUERVEA** Triana ex Miers

Trans. Linn. Soc., London 28 : 330, 370 (8 juin 1872).

— *Cuervea* Triana *in* Benth. & Hook., Gen. Pl. 1 : 369 (1862), *nom. nud.*
— *Hippocratea* L. subg. *Cuervea* Benth. & Hook., *l. c.*, *nom. invalid.*
— *Romualdea* Triana & Planchon, Ann. Sc. Nat. 5 (16) : 370 (déc. 1872).

Espèce-type (lectotype) : **Cuervea kappleriana** (Miq.) A. C Smith, Brittonia 3 (3) : 399 (1940) ; = *Hippocratea kappleriana* Miq., Linnæa 26 : 220 (1853) ; = *Cuervea granadensis* Miers, Trans. Linn. Soc., London 28 : 360 (1872).

Bien que la validité du sous-genre *Cuervea* au sens de Bentham & Hooker ne puisse pas être reconnue malgré l'opinion de A. C. Smith, l'espèce que nous retenons comme lectotype qui restait à préciser, est conforme au choix de cet auteur ; elle a l'avantage d'être, des trois espèces américaines, la seule largement distribuée.

Au premier abord et depuis la création du taxon, les grosses graines aptères paraissent être le caractère générique le plus remarquable. Pour A. C. Smith l'aile basale est « comparatively inconspicuous » (*l. c.*, p. 356) ; pour Wilczek l'aile est « réduite à un appendice linéaire ± long » (*l. c.*, p. 134) ; pour N. Hallé il s'agit d'un vestige d' « aile très étroite de part et d'autre du raphé » (*l. c.*, p. 58).

Actuellement nous devons reconsidérer le problème car il convient d'écarter de la liste des caractères génériques fondamentaux les cas de graines aptères tout en confirmant la valeur des caractères essentiels et spécialement floraux retenus par ailleurs (A. C. Smith, *l. c.*, p. 396 ; Wilczek, *l. c.*, p. 142 ; N. Hallé, *l. c.*, p. 59). Dans cette optique on peut alors rattacher aux *Cuervea* le *Simirestis isangiensis* (De Wild.) Wilczek qui n'a rien d'un *Simirestis.* Déjà en 1958 (p. 52) nous rattachions provisoirement l'espèce en question aux *Cuervea* sans en connaître le fruit. Or ce fruit est maintenant bien connu (Wilczek, 1960, p. 159) et ses graines sont bien ailées, insérées sur des étuis funiculaires comme les graines de type

Hippocratea ; compte tenu de l'expérience acquise dans la connaissance des genres voisins, elles ne sont plus un obstacle à l'appartenance aux *Cuervea*, d'où la validation de la combinaison suivante :

Cuerva isangiensis (De Wild.) N. Hallé, *comb. nov.*

Monogr. Hippocr. Afr. Occid., Thèse Univ. Fac. Sc. Paris : 52 (1958), *nom. nud.*

— *Hippocratea isangiensis* De Wild., Ann. Mus. Congo belge, Bot., sér. 5, 2 : 293 (1908).
— *Simirestis isangiensis* (De Wild.) Wilczek, Fl. Congo belge et R. U. 9 : 159 (1960).

Type : *Bequaert 1903*, Zaïre (holo-, BR!).

III. REMARQUES SUR L'ÉVOLUTION AU SEIN DES *HIPPOCRATEÆ*

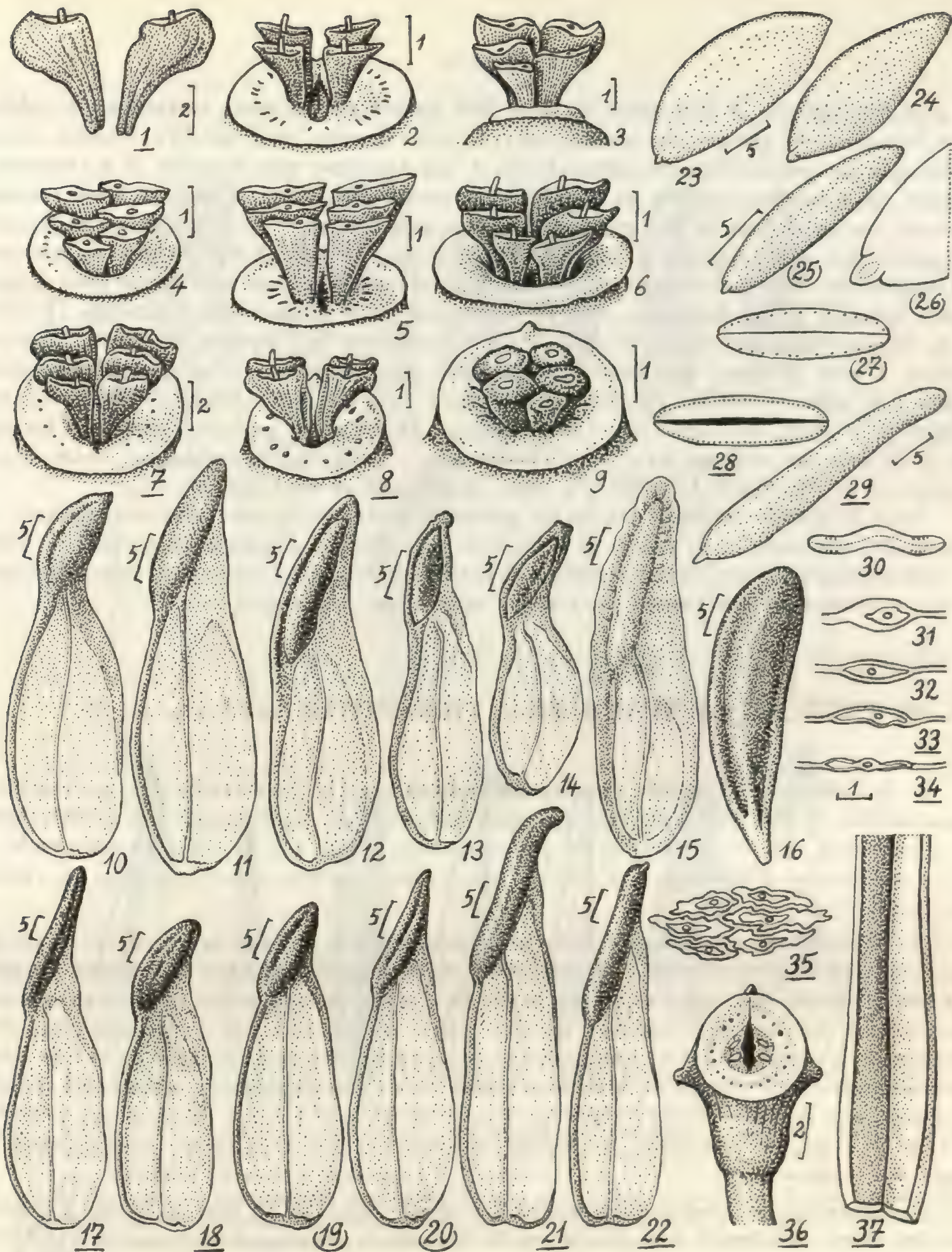
Les observations qui précèdent permettent d'avancer que le *Cuervea isangiensis*, avec sa graine de « type *Hippocratea* » tout à fait banal, se présente comme la plus archaïque espèce du genre *Cuervea*. Le fait qu'elle soit africaine s'accorde avec notre opinion que la tribu a pu prendre naissance sur le socle continental africain où se trouve actuellement la plus grande richesse en espèces et en genres d'*Hippocrateæ*.

Notre conclusion est la même dans le genre *Elachyptera* où l'espèce africaine à graines ailées, *E. parvifolia*, peut être considérée comme la plus archaïque.



Répartition générale des Hippocrateæ : (15 gen., 81 sp.) : *a*, en Amérique, 8 gen. 22 sp. ; *b*, en Afrique, 11 gen. 48 sp. ; *c*, en Asie et Océanie, 5 gen. 13 sp. — **Hippocrateæ à graines aptères ou brachyptères** : *d*, en Amérique, 3 gen. 8 sp. ; *e*, forme aptère d'*Hippocratea volubilis* L. ; *f*, en Afrique, 2 gen. 3 sp. ; *g*, forme brachyptère de *Lœseneriella urceolus* (Tulasne) N. Hallé ; *h*, *i*, *j*, en Indonésie et Malaisie, formes brachyptères ou aptères de *Lœseneriella macrantha* (Korth.) A. C. Smith.

Auparavant nous supposions que le modèle de graine le plus archaïque de la tribu était la graine lourde, riche en réserves, à faculté germinative brève, aptère, se déposant par simple gravité près du pied-mère, à écologie tropicale ou mieux équatoriale très humide



Pl. 2. — Genre **Hippocratea** L. *s.s.*, structures du fruit et de la graine : *H. volubilis* L. (références non soulignées), *H. myriantha* Oliv. (références soulignées), *H. vignei* Hoyle (références entourées) : **1** à **9**, étuis funiculaires ; **10** à **22**, graines ; **23** à **30**, embryons, vues latérales, vues en coupe longit. (26) ou transv. (27, 28, 30) ; **31** à **34**, base de la graine vue par dessous ; **35**, coupe transv. d'un groupe de 6 étuis ; **36**, réceptacle montrant un plan d'abscission des valves ; **37**, base de valve vue dans le plan de déhiscence. — Échelle en mm. — *Broadway 2198* (15, 32) ; *Glaziou 5753* (5, 10, 24) ; *N. Hallé I A 3559* (7, 21, 22, 28, 29, 33, 35) et *3566* (19, 20, 25, 26, 27) ; *Klaine 163* (17) et *1128* (8, 18, 36, 37) ; *McVaugh 10186* (3, 11) ; *Perrottet s.n.* (2) ; *Schipp S 91* (9, 16, 30, 31) ; *Schomburgk 410* (12) ; *de Wilde 1424* (1, 34) ; *Williams 15637* (4, 23) ; *Wright 80* (6, 13, 14).

et peut-être ripicole. A l'encontre de cette idée préconçue qui reste certainement valable chez beaucoup de groupes de spermatophytes, nous devons, chez les *Hippocrateæ*, reconnaître que les graines légères, anémochores, à aile traversée par le raphé et à téguments glabres, se présentent comme un modèle fondamental et ancien à partir duquel seraient dérivées, au moins pour le plus grand nombre, les graines aptères : soit 3 *Cuervea* américains et un africain, 2 *Elachyptera* américains et 2 africains, au total 8 espèces dont la majorité est américaine ; pour les formes aptères sous-spécifiques nous avons noté un cas chez *Hippocratea volubilis* L. en Amérique centrale et un cas chez *Lœseneriella macrantha* (Korth.) A. C. Smith. Enfin il convient de citer le genre américain de 2 espèces, *Hylenæa*, qui a des graines à ailes réduites, peu fonctionnelles mais distinctes, brèves et parfois seulement égales à la partie contenant l'embryon (*H. comosa* (Sw.) Miers : *Oldeman 2090 bis*, Guyane française, S. Saül, 26.2.1966 (P), valves longues de 10 cm et graines immatures longues de 27-35 mm, en mélange avec un *Prionostemma* ; *2429*, haut Approuague, entre crique Maripa et St Machieau, 1.2.1967 (P), fruits immatures et fruits gallés).

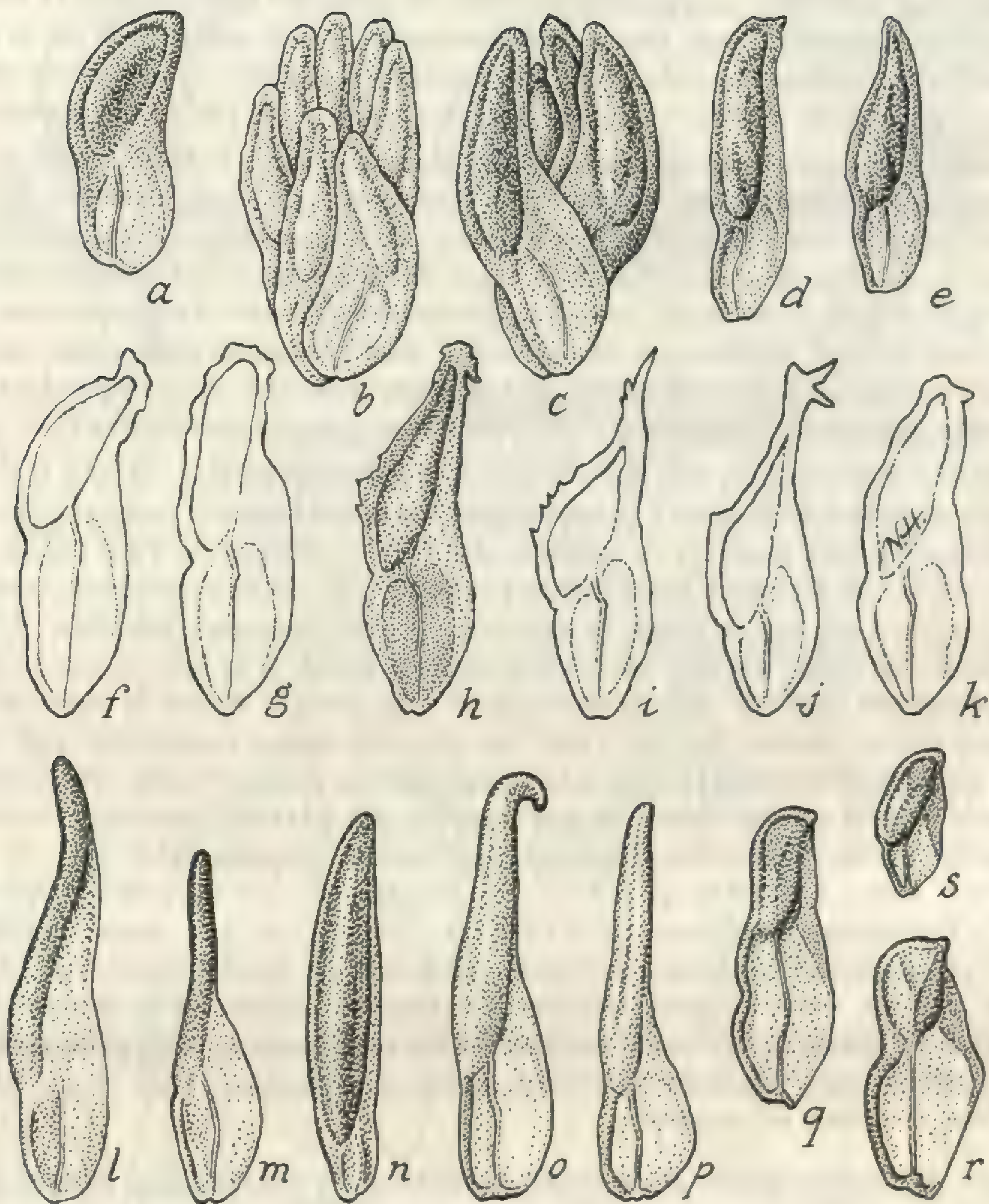
Ainsi la grande majorité des cas de graines réduites ou aptères sont excentriques ou marginales par rapport au centre de dispersion probable des *Hippocrateæ* (carte). Ce point de vue biogéographique paraît conforter l'hypothèse d'archaïsme des graines ailées en regard d'une surévolution des formes ou espèces aptères ou brachyptères.

IV. **LE FRUIT ET LA GRAINE DE** « TYPE *HIPPOCRATEA* ». — Pl. 2.

1. Le *pédoncule* se lignifie avec épaississement sous le fruit tandis que les ramifications stériles de l'infrutescence sont caduques et le taux de fructification est pratiquement toujours faible. Le diamètre final du pédoncule est 1/2 ou 1/3 de celui du réceptacle. Il n'y a pas de plan d'abcission à ce niveau, le réceptacle est donc persistant dans les vieilles infrutescences.

2. Le *réceptacle* est un court tonnelet lignifié portant parfois, autour de sa base, des restes de pièces périanthaires. Par rapport à la fleur, l'allongement de l'ovaire en fruit est pratiquement nul ; un vestige du style est parfois persistant en apicule au sommet du tonnelet. Autour de ce sommet, les trois paires de valves caduques laissent trois cicatrices inclinées orbiculaires ou annulaires en fer à cheval refermé : la ligne de suture intervalvaire montre une amorce de fente souvent visible du côté du sommet, non du côté abaxial. Les vaisseaux de la feuille carpellaire au nombre de 14 à 20 environ forment une couronne autour du fond, en dépression, de la loge où s'insèrent sur deux rangs longitudinaux les étuis funiculaires.

3. Les tubulures ou *étuis funiculaires*. Les graines dressées au fond de la loge s'insèrent sur des pièces tubuleuses comprimées en étuis et développées postérieurement à la fécondation. Ces organes très particuliers sont ainsi couronnés d'une cicatrice d'insertion. La base de la graine, ou « extrémité de l'aile », est relativement large à son point d'attache ; les étuis écartent ces points d'attache du réceptacle ; la graine se développe ainsi dans une partie déjà large de la loge carpellaire et cet écart facilite la dissociation c'est-à-dire l'envol des graines au moment de la déhiscence des valves caduques. Les étuis sont en deux rangées



Pl. 3. — Variation des graines et réduction de l'aile : **Hippocratea volubilis** L. : **a**, 34 × 12 mm, *L. Hahn 723*, Martinique ; **b**, groupe de 7 graines, 40 × 20 mm, *W. E. Broadway 2198*, Trinidad ; **c-e**, 39-45 × 9-10 mm, carpelle à 4-5 graines, *Moricand s.n.*, Guyane fr. ; **f-k**, 39-45 × 11-14 mm, *Llewelyn Williams 15637*, Venezuela. — **Lœseneriella macrantha** (Korth.) A. C. Smith : **l**, **m**, 42 et 32 mm, *Beccari 4063*, Bornéo ; **n**, 36 mm, *Thomas G. Hartley 10432*, Nouvelle-Guinée ; **o**, **p**, 40 et 37 mm, *Whitmore BSIP 5792*, îles Salomon. — **L. urceolus** (Tulasne) N. Hallé : **q-s**, 27, 25 et 17 mm, *Lam & Meeuse 5485*, Madagascar.

souvent imbriquées ; ils sont subtriangulaires, longs de 3-5 mm, larges de 2-3 mm, épais d'environ 1 mm ; ils sont traversés par le faisceau fibro-vasculaire du funicule qui se prolonge en raphé. Ces étuis sont morphologiquement de simples expansions de la face interne du fond de la loge ; glabres, roux, secs à la déhiscence, ils sont persistants sur le réceptacle au moment de la dispersion des valves et des graines. En herbier, ayant été récoltés avant maturité, ils se dissocient parfois avec les graines ce qui n'est pas le cas normal *in situ*.

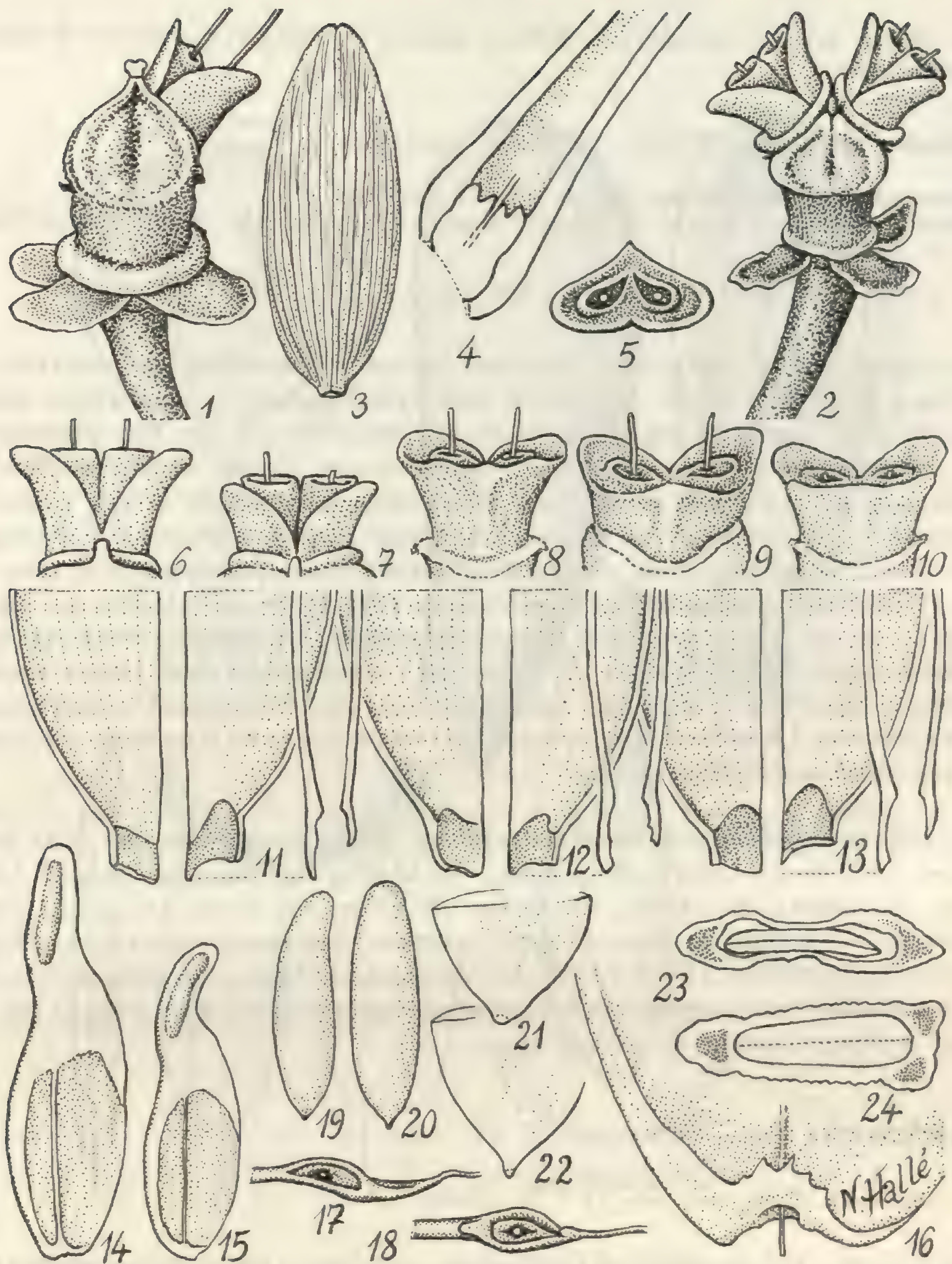
4. Les *valves* caduques, disposées par paires, sont étroites à la base puis à la fois élargies et comprimées verticalement d'une façon qui n'est pas dorsi-ventrale. Le carpelle n'est en effet pas un follicule mais le produit du développement uniquement latéral du flanc externe d'une loge d'ovaire ; toute la ligne de déhiscence entre deux valves, aussi bien dessus que dessous, est ainsi morphologiquement dorsale. Les méricarpes ne sont pas séparés mais restent étroitement soudés entre eux autour du très court axe du fruit et les soudures ventrales intercarpellaires sont persistantes, elles laissent soudées au réceptacle la totalité des lèvres placentaires comprenant les étuis funiculaires.

5. La *graine* présente une aile basale munie de deux nervures : l'une est un simple épaississement marginal de soutien à peine irrigué. Lorsque la graine, lachée de haut, tombe, cet épaississement prend toujours la position du bord d'attaque de l'air tandis que l'aile tourbillonne autour de la partie lourde embryonnifère ; la chute étant ainsi ralentie considérablement, et le vent ayant prise, la graine peut être emportée très loin. L'épaississement en question se forme du côté pariétal et du côté basal. A la base même, il est perforé et donne passage au funicule qui devient raphé ; ce dernier forme la nervure médiane. La membrane alaire, épaisse de 2 à 6 µm, est plus ou moins translucide sur la majeure partie de sa surface, notamment jusqu'à la marge interne non nervurée. Testa entièrement glabre, parfois épaissi sur les arêtes de compression des parties entourant l'embryon. Ces épaississements forment exceptionnellement une bordure remarquable (*W. E. Broadway 2198*, Trinidad, Erin, 13.3.1909, gr., BR!), ou des diverticules irréguliers (*Llewelyn Williams 15637*, Venezuela, Capihuara, 28.5.1942, gr., G!) (Pl. 3). Les deux cotylédons comprimés sont elliptiques ou oblongs, contigus, adhérents ou soudés entre eux. La radicule obliquement tournée vers la base, avoisine l'extrémité distale de la nervure marginale. Une abondance de filaments de caoutchouc dans les téguments et à la périphérie des cotylédons, est typique chez les trois espèces du genre *Hippocratea*. Elle ne se retrouve pas chez les genres à pollen en monades.

La forme de chaque graine est très dépendante de la compression réciproque dans la loge carpellaire, surtout dans les cas où, comme chez *Hippocratea* sensu stricto, les graines sont nombreuses dans une loge nettement aplatie. Pour les figures *10-15* et *17-22* (Pl. 2), un choix de graines harmonieusement développées parmi les plus grandes a été fait, mais les graines difformes sont fréquentes.

V. **SIMICRATEA** N. Hallé, *gen. nov.* — Pl. 4.

Affinis gen. Simiresti N. Hallé, *sed disco expanso pulvinato superficiale granuloso in medio depresso cum androgynophoro tereti abrupte angustato, fructu seminibus 2 in quoque loculo, funiculis haud liberis sed binis in pediculis placentariis acropodiformibus inclusis, embryonis tegumento crasse*



Pl. 4. — **Simicratea welwitschii** (Oliver) N. Hallé : **1**, **2**, vieux réceptacles ayant eu 1 ou 2 carpelles développés ; **3**, carpelle vu par dessus, 6,5 × 2,5 cm ; **4**, détail de l'insertion des valves en coupe longitudinale ; **5**, vue apicale du socle placentaire et des deux attaches séminales ; **6-7**, socles placentaires en vue adaxiale, hauteur 1,3-2,5 mm ; **8-10**, socles en vue abaxiale, largeur 2,4-3 mm ; **11-13**, valves gauches adaxiales et abaxiales vues par la face interne et profils longitudinaux en coupe ; **14**, **15**, graines, 4-5 × 1,2-1,4 cm ; **16**, détail de la base d'une graine ; **17**, **18**, détails d'attaches de graines vues par dessous ; **19**, **20**, embryon, 14-16 × 4,5 mm ; **21-22**, coupe de l'embryon dans le plan cotylédonaire ; **23-24**, coupe de deux graines à travers les cotylédons. — *J. G. Adam 23573* (1, 4, 5, 8, 12, 14, 15, 17, 19, 21) ; *Klaine 266* (2, 7, 10, 11, 20, 22, 23) ; *Mangenot s.n.* (3, 9, 13, 16, 18) ; *J. Léonard 672* (6).

marginato, differt. Lignum cylindricum. Pollinis granum in monadium, colporis 3, reticulatum. Genus monotypicus.

Simicratea welwitschii (Oliver) N. Hallé, *comb. nov.*

— *Hippocratea welwitschii* Oliver, F.T.A. 1 : 367 (1868).
— *Simirestis welwitschii* (Oliver) N. Hallé, Monogr. Hippocr. Afr. Occid., Thèse Univ. Fac. Sc. Paris : 59 (1958).

Type : *Welwitsch 1322*, Angola (holo-, BM ; iso-, K, P).

Cette espèce est très particulière et diffère d'abord considérablement des trois espèces d'*Hippocratea*. Le pollen simple réticulé, le bois cylindrique et la préfloraison largement quinconciale de la corolle la rapprocheraient des *Simirestis* où elle fait pourtant figure d'intruse, spécialement à cause de la forme de son disque, de son androgynophore en fût de colonne qui est bien différent de celui de certains *Lœseneriella* et des structures du socle placentaire non différencié en funicules. Les loges carpellaires n'ont que deux graines ; les ovules par 2 rappellent, mais c'est une similitude isolée dans une fleur plus grande, les genres *Reissantia*, *Elachyptera* et *Apodostigma* dont toutes les espèces ont des structures florales miniaturisées sans trace d'androgynophore. La graine a toujours des téguments curieusement épaissis autour de l'embryon ; cette graine n'est jamais rousse mais jaune ochracé très pâle ou gris. Les cotylédons sont tantôt aisément séparables, tantôt adhérents entre eux. La radicule de l'embryon est très réduite et les structures qui l'entourent ne sont pas visiblement différenciées.

Socle placentaire : C'est une structure originale du nouveau genre ; les deux tubulures placentaires sont soudées entre elles, comme enchâssées dans un socle massif biauriculé présentant, au contact des valves, une surface de déhiscence haute de 1,5 à 2,5 mm. Les valves elles-mêmes portent la trace de cette structure remarquable et ce caractère permet isolément de les déterminer (Pl. 2, *11-13*). Le réceptacle du fruit peut présenter un ou deux carpelles avortés sur trois ; un seul socle placentaire après la chute des valves et des graines, suffit pour la détermination, ce qui est rare.

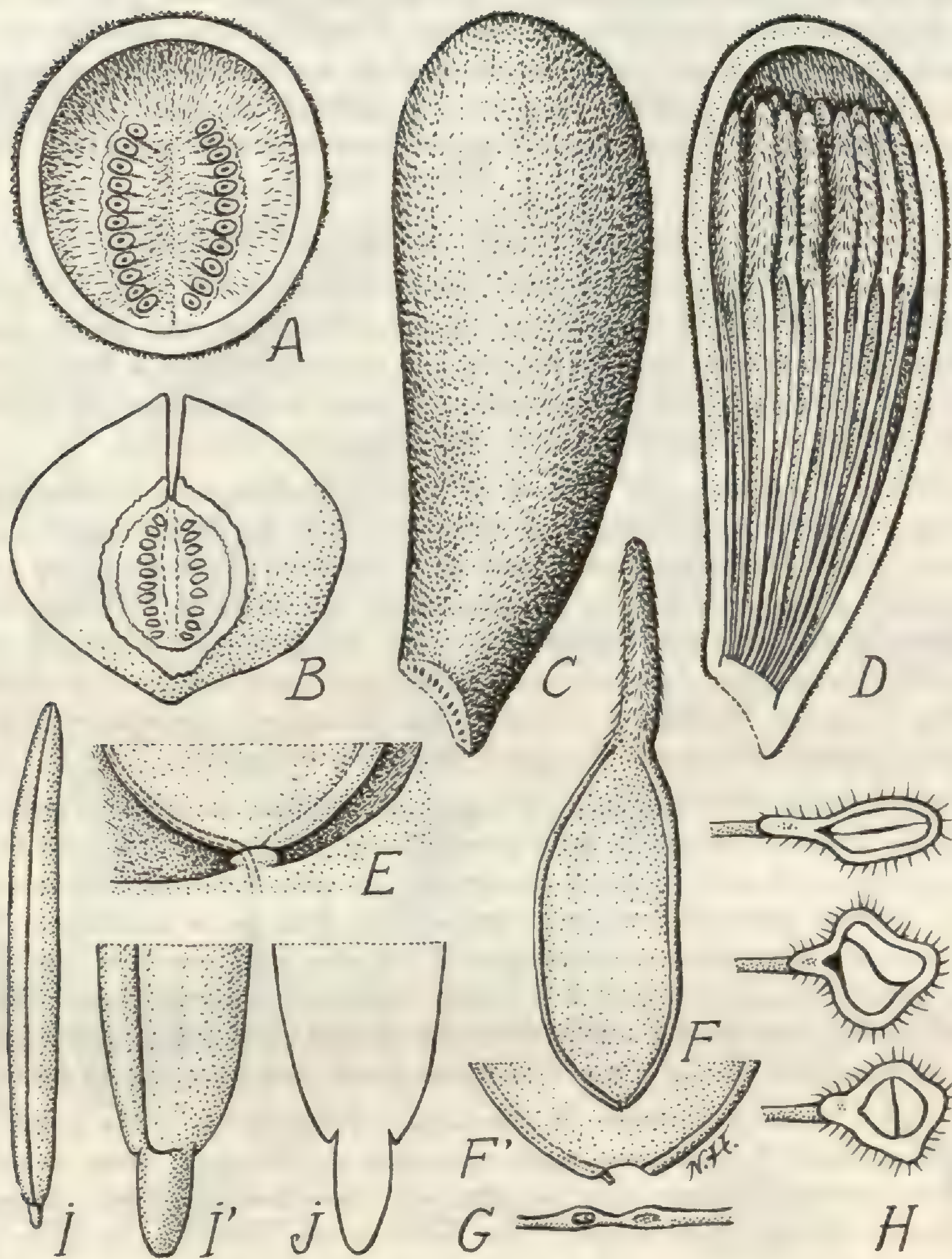
VI. **HELICTONEMA** Pierre (Pl. 5).

Bull. Soc. Linn. Paris, ser. nov., 1 : 73 (1898).

Espèce-type : **H. velutinum** (Afzel.) Pierre ex N. Hallé, *l. c.* : 48 (1958) ; Wilczek, Fl. Congo belge et R. U. : 136 (1960), « *velutina* » ; L. Pierre, *mss. in herb.*, K.

— *Hippocratea velutina* Afzel., Remed. Guin. Coll. Quinta, Upsala : 33 (1813).
— *Helictonema klaineanum* Pierre, *l. c.* : 73 (1898).

Cet excellent genre monotypique a fait l'objet de plusieurs descriptions précises, et pourtant Robson en 1965 ne le reconnaît pas : il sous-estime les structures uniques et très importantes qui le différencient. De ce fait nous croyons utile d'insister spécialement sur



Pl. 5. — **Helictonema velutinum** (Afzel.) Pierre ex N. Hallé : **A**, fondement de la loge carpellaire vu par l'intérieur ; **B**, carpelle arraché vu par dessous ; **C**, carpelle arraché vu de profil ; **D**, le même en coupe au niveau du plan de déhiscence ; **E**, vestige d'arille à la base de la graine ; **F**, **F′**, graine, 49 × 14 mm ; **G**, détail de l'attache de la graine vue par dessous ; **H**, coupe transv. de la partie pubescente montrant 3 cas de plans cotylédonaires ; **I**, **I′**, embryon à nu, 16 × 1,7 mm ; **J**, coupe du même dans le plan cotylédonaire. — A-H, *Tisserant 479* ; I-J, *Le Testu 2247*.

les caractères remarquables qui distinguent le fruit et la graine d'*Helictonema*. ROBSON paraît avoir été influencé par des faits d'intérêt historique. En effet PIERRE a publié le nouveau genre en se fondant uniquement sur les caractères floraux qui sont un peu moins remarquables. Un manuscrit postérieur de PIERRE donne l'analyse du fruit et de la graine mais il est resté inédit, fixé à un herbier de KLAINE et accompagné d'une note manuscrite de Th. LOESENER (Berlin, 16.1.1900) : ce dernier y souligne l'importance de la pubescence et note que la compression des carpelles est plutôt latérale tandis qu'elle est verticale dans ses « *Euhippocratea* ».

1. Le *réceptacle* fait corps avec les valves qui ne sont pas caduques.

2. Les *valves* non caduques ont une paroi épaisse à sec de 1,5 à 3 mm. La paire de valves n'est pas nettement comprimée mais forme, avant déhiscence, une grosse massue subellipsoïde. La déhiscence est donc incomplète ; les valves maintenues à la base ne se détachent du réceptacle que par décrépitude, très longtemps après la dispersion des graines. La loge carpellaire est tapissée à l'intérieur de poils endocarpiques ascendants.

3. La *structure placentaire* : Le fond de la loge est pubescent entre les deux arcs placentaires ; les graines sont spécialement nombreuses, 16-22, en deux rangées ; les vaisseaux paraissent à sec, libres dans une logette, mais sans trace d'étui tubuleux ; la graine s'insère sur un minuscule coussinet spongieux et blanchâtre de moins de 0,5 mm d'épaisseur et de près de 2 mm en son plus grand diamètre ; cette structure qui n'est pas toujours bien visible en herbier, paraît bien être un vestige d'arille, ce qui serait un cas unique au sein de la tribu. En coupe on constate la cohésion des structures placentaires qui, contrairement aux autres genres, retiennent les bases de toutes les valves.

4. La *graine* : Autour de l'embryon, le tégument séminal est vêtu de poils descendants s'opposant, d'une façon favorable à la dispersion, aux poils ascendants de la paroi endocarpienne. L'embryon est étroitement cylindrique ; le plan intercotylédonaire est plus ou moins oblique, parfois même transverse, comparé au plan de la membrane alaire. L'aile est bordée, caractère spécialement remarquable, et non pas traversée, par le raphé qui suit la marge interne et qui s'oppose à la marge pariétale épaissie ; cette dernière sert de bord d'attaque de l'air lors du vol, très comparable à celui de la graine d'*Hippocratea* malgré la différence de structure. Il n'y a pas d'épaississement basal autour du hile.

5. *Conclusion* : A l'encontre de ROBSON qui considère un vaste genre *Hippocratea* très variable englobant *Helictonema*, rejet spécialisé déconsidéré, nous avons voulu souligner l'extrême intérêt du genre créé par PIERRE. Avec les caractères précisés ci-dessus, le bois cylindrique normal, la dimension des fleurs et des bractées, et enfin la répartition africaine en forêt dense humide, nous pouvons considérer *Helictonema* comme un genre spécialement archaïque au sein des *Hippocrateæ*.

VII. **SEMIALARIUM** N. Hallé, *gen. nov.*

Genus inflorescentiis cymosis, floribus haud minimis, disco crasse carnoso annulari-pulvinato glabro, ad marginem integro, filamentis interioribus basim versus latis et subcontiguis, antheris 3 per rimam unicam extrorso-apicalis transverse dehiscentibus, ovario trigono triloculato attenuato



Pl. 6. — **Semialarium paniculatum** (Martius ex Schultes) N. Hallé : **a**, fruit vu par dessus, diam. 9 cm ; **b**, deux valves d'un fruit, long. 5 cm ; **c**, valve vue par le plan de déhiscence ; **d**, sommet de valve, même vue ; **e**, surface de séparation latérale entre deux valves, long. 18 mm ; **f**, vue latérale du socle ou coussinet d'insertion des graines (1, 2, 3) ; **g**, bases de graines sur coussinet, vue adaxiale ; **h**, *id.* vue abaxiale ; **i**, réceptacle (diam. 4,5 mm) dégarni irrégulièrement de 2 de ses coussinets d'insertion à la chute des 6 valves ; **j-q**, graines longues de 25 à 35 mm ; **r-t**, bases de graines vues par dessous ; **u-x**, embryons, long. 7,5 à 13 mm, avec détails en coupe ; **y**, fond de loge carpellaire avec 5 cicatrices d'insertion placentaire. — *Chaves 46*, Nicaragua (a, d, m, r, v) ; *Contreras 7297* (g, h, o) et *10294*, Guatemala (f) ; *Fiebrig 4481* (c, e, k, s) et *Hassler 3331*, Paraguay (p, x) ; *Kellerman 4991*, Guatemala (j, t, u) ; *Palmer 430*, Mexique (i, n, w, y) ; *Tonduz 13891*, Costa Rica (b, q) ; *Wright 16475*, Nicaragua (l).

stigmato punctiformi, ovulis 6-8 in singulo loculo, fructus 3-capsulatis, 6-valvatis, valvis binis, per suturam medianam dehiscentibus, limitibus intercarpellaribus connatis fractantibus, seminibus glabris alatis rapheo transalato ; pollen tricolporatus monadiformis. Genus monotypicus ; species typica Semialarium paniculatum (Martius ex Schultes) N. Hallé.

Le genre *Hemiangium* A. C. Smith (Brittonia 3 (3) : 411, *tab.* 7, 1940) créé pour une espèce américaine répandue du Mexique au Paraguay, ne laisse aucun doute quant à son contenu, très clairement exprimé par son créateur. Malheureusement il s'avère que le basionyme de l'espèce-type est erroné. En effet l'*Hippocratea excelsa* H. B. & K., type *Humboldt & Bonpland 3933* (holotype P!), n'est autre qu'un *Hippocratea volubilis* L., espèce particulièrement riche en synonymes et qui cohabite largement avec l'*Hemiangium sensu* Smith, étant exclus le basionyme et son type.

L'erreur tient au fait que Smith a mal interprété une photo de cet holotype qui est une récolte médiocre et peu caractéristique. Tous les autres matériaux effectivement vus et cités par Smith correspondent aux termes de son excellente description et donc à sa réelle conception du genre *Hemiangium*.

Le choix de Smith reposant en outre sur une interprétation erronée de la description originale de Humboldt, Bonpland & Kunth, il n'est pas possible d'en conserver l'appellation générique. Le nom latin que nous créons à la place en est à peu près le synonyme. Le basionyme de la nouvelle espèce-type retenue est propre à écarter toute confusion.

Semialarium paniculatum (Martius ex Schultes) N. Hallé, *comb. nov.* — Pl. 6.

— *Anthodus paniculatus* Martius ex Schultes *in* Roemer & Schultes, Syst. Veg. Mant. 1 : 348 (1822) ; A. DC., Prodr. 1 : 569 (1824), sub *Anthodon*.
— *Tonsella paniculata* (Martius ex Schultes) Sprengel, Syst. Veg. 1 : 177 (1825).
— *Salacia paniculata* (Martius ex Schultes) G. Don, Gen. Syst. 1 : 627 (1831).
— *Salacia paniculata* (Martius ex Schultes) J. Peyritsch *in* Martius, Fl. Bras. 11 (1) : 155, *tab. 49* (1878).
— *Pereskia paniculata* (Martius ex Schultes) Vellozo, Fl. Flum. 34, Ic. 1, *tab. 81* (1827). Figure très douteuse du fait de son imprécision. Le genre *Pereskia* Vellozo, *non* P. Miller 1754, est illégitime.
— *Hippocratea warmingii* Peyr. *in* Fritsch, Bot. Centr. Beih. 11 : 343 (1902) ; A. C. Smith, Brittonia 3 (3) : 551 (1940), *syn. nov.*
— *Hippocratea martii* Hassler, Add. Pl. Hassl. : 7 (1917).
— *Hippocratea mexicana* Miers, Trans. Linn. Soc., London 28 : 352 (1872).
— *Hippocratea paniculata* (Martius ex Schultes) Hassler, Repert. Sp. Nov. 14 : 164 (1915), *non* Vahl (1805) *nec* Bertero (1822).

Type de l'espèce : « *Martius in Litt.* » selon Schultes ; lectotype : « Herb. Martii, *Salacia paniculata* Peyr. in fl. brasil. » (BR!) ; précisions sur cette récolte de *Martius s.n.* : S. Christoforo, prov. Rio de Janeiro (Fl. Bras. p. 155).

Ici les structures du fruit se distinguent par les caractères suivants : pas de belles cicatrices orbiculaires à la base des valves caduques, mais toute la surface est irrégulièrement effritée ; il n'existe pas d'étuis funiculaires mais un socle en coussinet massif fendu du côté adaxial, souvent caduc par arrachement avec les valves ; au sommet de ce socle sont directement insérées les graines ; les valves ont une cicatrice latérale intercarpellaire plutôt

irrégulière et sans surface nette d'abscission. Graines à structures embryonnaires presque indistinctes et cotylédons variables : ils sont libres ou plus ou moins totalement soudés.

VIII. CONCLUSION

Chez les *Hippocrateæ*, les graines ailées anémochores présentent un certain éventail de diversification. Parmi les différentes variations qui sont l'effet d'une évolution paraissant fluctuante, on constate d'une part d'assez fréquentes difformités qui rendent une partie des graines peu aptes au vol, d'autre part une fréquence relative, chez divers taxons, de cas de régression de l'aile. Ces faits ajoutés à l'importance relative de cotylédons plutôt grands et au faible taux de fécondité des inflorescences, sont des arguments qui nous paraissent refléter l'archaïsme structural de toute la tribu, dont les caractères fondamentaux de la graine et du fruit se sont maintenus dans la tribu voisine des *Campylostemoneæ* à pollens en tétrades.

La variabilité de certains caractères des graines, comme la dimension de l'aile ou le degré de soudure entre les cotylédons, obligent souvent à recourir à l'emploi de caractères génériques différents, de la fleur ou du bois, s'avérant indispensables à une bonne connaissance taxonomique du groupe.

Les genres américains ont été discernés les premiers par Miers et par A. C. Smith. Les espèces de l'ancien monde et de Madagascar, longtemps abusivement réunies dans le grand genre *Hippocratea* pris au sens large à la suite de Th. Loesener, Hutchinson et Robson, a pu être démembré sur des bases raisonnables qui vont dans le sens d'une compréhension à l'échelle mondiale des représentants de toute la tribu, et cela malgré des difficultés plus apparentes que réelles touchant les structures des graines et des fruits.

Remerciements : Nous sommes spécialement redevable à MM. les Directeurs des Jardins Botaniques ou des Herbiers de Bruxelles (Meise), Genève, Hambourg, Leyde, Wageningen, Washington et Yaoundé, pour des communications de matériaux (présentement cités ou non) analysés en complément des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

BIBLIOGRAPHIE

Hallé, N., 1978. — Révision monographique des Hippocrateæ : 1. Les espèces de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 17 (4) : 397-414. Avec bibliographie de 16 titres à consulter.

Hallé, N., 1981. — Révision des Hippocrateaceæ : 2. Le genre Pristimera Miers en Afrique et en Indonésie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 3, sect. B, *Adansonia*, 1 : 5-14.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, nº **1** : 27-31.

A new Hottarum (*Araceæ*) from Sarawak

J. Bogner & M. Hotta

Summary : A new species of the genus *Hottarum* (*Araceæ*) from Sarawak is described. It is characterized by its long free ligule of the sheath, the curving inflorescence, the complete adnation of the female part of the spadix with the spathe. The adaxial female flowers (i.e., those inserted on the base and along each side of the spadix) having a staminode, but the other female flowers (abaxial) are always without a staminode.

Résumé : Description d'une espèce nouvelle du genre *Hottarum* (*Araceæ*), du Sarawak. Elle est caractérisée par une longue ligule libre de la gaine, l'inflorescence courbée et la partie femelle du spadice complètement adnée à la spathe. Les fleurs femelles adaxiales (c'est-à-dire insérées à la base et le long de chaque côté du spadice) possèdent un staminode, tandis que les autres fleurs femelles (abaxiales) en sont toujours dépourvues.

Josef Bogner, Botanischer Garten, Menzinger Str. 63, D-8000 München 19, West Germany.
Mitsuru Hotta, Biological Laboratory, Yoshida College, Kyoto University, Kyoto 606, Japon.

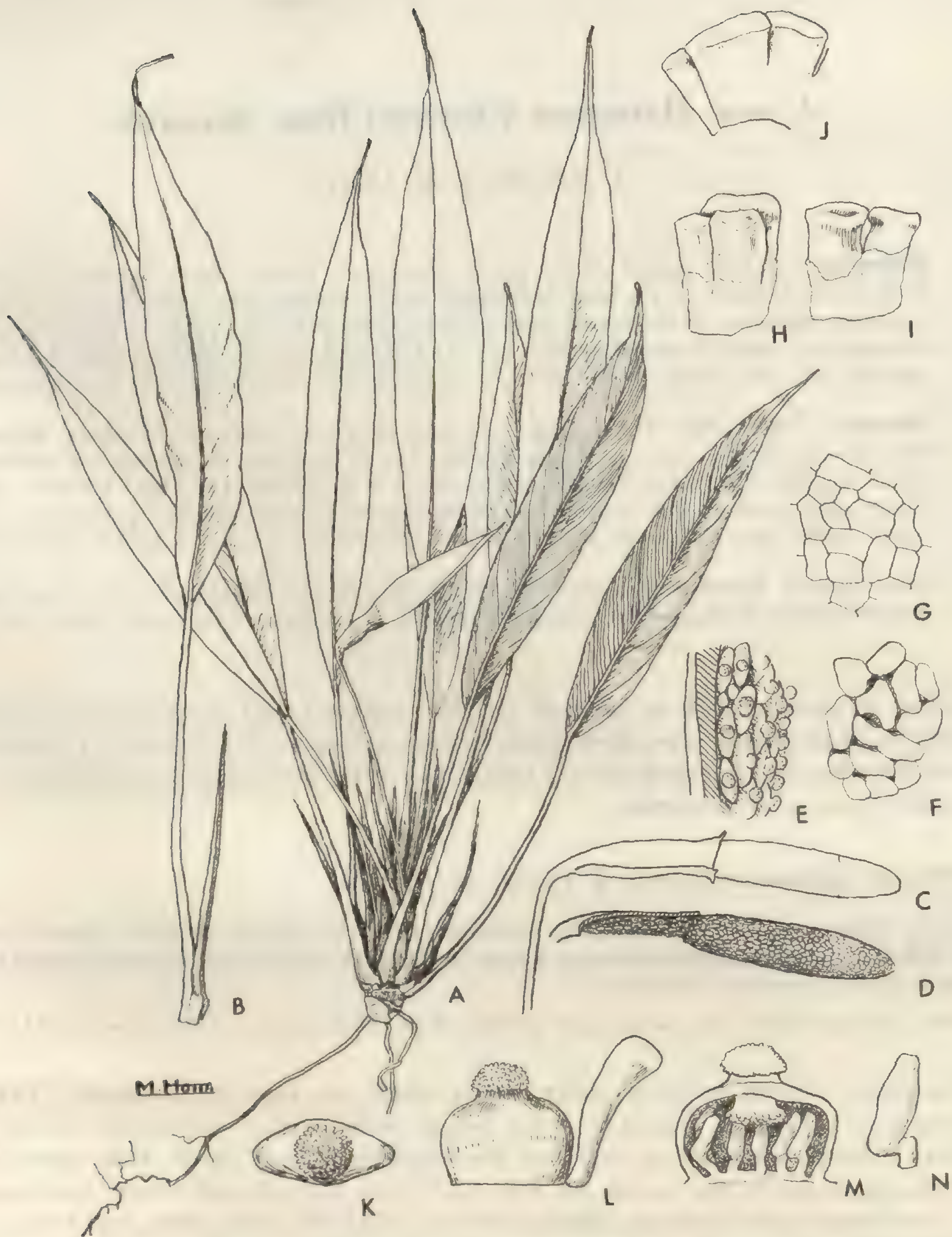
During his visit in 1978 to Sarawak the first author found, near Sarikei in Sarawak, a new species of the newly described genus *Hottarum* Bogner & Nicolson. It was not in flower at this time, but flowered several times later in the Botanical Garden Munich. This is the fourth species of *Hottarum*.

Hottarum sarikeense Bogner & Hotta, *sp. nov.*

Vaginæ foliorum in ligulas elongatas, maxima pro parte liberas exeuntes. Spadix recurvus, in parte inferiore, feminea spathæ adnatus. Flores in margine basali et laterali solum partis femineæ inflorescentiarum staminodiis instructi.

Typus : *Bogner 1553*, Sarawak, near Sarikei, Sept. 1978 (holo-, KYO ; iso-, K, M, P, US).

Stem short, 0.5-0.8 cm in diameter ; roots white, *ca.* 1 mm in diameter. Petiole 6-12 cm long and 1-2 mm in diameter, green, below round, above canaliculate mostly in its upper part ; sheath with a long (4-7 cm), free membranaceous ligule, light green with a reddish touch, adnate to the petiole for only *ca.* 0.5 cm, soon drying brown, lacking on old leaves. Leaf blade very narrowly elliptic, 10-14 × 2-2.5 cm, dark green, and shiny above, underneath lighter green, base cuneate, apex acuminate to caudate and 1.5-3 cm long ; venation parallel, middle vein very strong, 5-6 lateral veins of first order on each side, lateral veins of second order thinner and 0.5-0.8 mm from each other. Peduncle 7-8 cm long and *ca.* 1.5 mm in diameter, lighter green than the petiole ; spadix and spathe curved and down turned. Spathe constricted, 5-6 cm long ; lower part 1.5-2 cm long and light green, persistent ; upper part white, shed during anthesis, ending in a 0.5-0.8 cm long



Pl. 1. — **Hottarum sarikeense** Bogner & Hotta : **A**, Habit × 0.55 ; **B**, leaf with free ligule of the sheath × 0.55 ; **C**, inflorescence with lower part of the spathe × 1 ; **D**, spadix × 1 ; **E**, female part of the spadix × 5.5 ; **F**, lower sterile male part of the spadix, view from above × 5.5 ; **G**, apical sterile part of the spadix, view from above × 5.5 ; **H**, **I**, side view of sterile male flowers × 14 ; **J**, side view of staminodes from apical part of the spadix × 14 ; **K**, pistil, view from above × 16.5 ; **L**, pistil with staminode, side view × 16.5 ; **M**, pistil, ovary in cross-section × 16.5 ; **N**, ovule × 33. All figures from pickled or dried material of *Bogner 1553*. Drawing Mitsuru Hotta.



Pl. 2. — **Hottarum sarikeense** Bogner & Hotta : **A**, Habit, with two inflorescences, one with the whole spathe and the other with the lower part of the spathe (upper part shed already) × *ca.* 0.4 ; phot. J. Bogner ; **B**, pollen grain × 3800 ; phot. M. Grayum ; **C**, Chromosomes × 2550 ; phot. N. Jacobsen. All from *Bogner 1553.*

tip. Spadix 3-3.5 cm long ; upper part *ca.* 0.5 cm in diameter, yellowish ; the female part of the spadix 1-1.2 cm long and *ca.* 3 mm in diameter, adnate at the spathe on its whole length ; then followings 2 or more rows of sterile male flowers, part with the fertile male flowers about 1 cm long, followed by sterile male flowers on the top of *ca.* 0.5 cm length. Flowers unisexual, naked. Female flowers with a staminode present at the base and along the two sides of the female part of the spadix, but the female flowers in the middle always without a staminode ; staminode whitish, *ca.* 1.2 mm long, subcapitate, as long or longer than the pistils ; ovary more or less globular, sometimes a little squeezed, *ca.* 1 mm in diameter, whitish, unilocular ; placentation basal ; ovules hemiorthotropous, *ca.* 0.4 mm long ; stigma discoid, sessile, papillose, *ca.* 0.4 mm in diameter, yellowish-



Pl. 3. — **Hottarum sarikeense** Bogner & Hotta : Inflorescence with the lower part of the spathe only and this partly removed, showing the female part of the spadix too × 1.6 ; phot. J. Bogner. From *Bogner 1553.*

whitish. Staminodes at the base of the male part of the spadix 1.5-1.8 mm long, truncate ; fertile male flowers consisting of 2-3 (4) stamens, about 1.5 mm long, basally united more than the half of length, truncate, thecae opening by apical pores ; pollen grains ellipsoid, inaperturate, 13-17 μm long and 7.5-9.5 μm thick, exine smooth ; staminodes of the upper part of the spadix (in view from above) irregularly formed, round, curved or very irregularly twisted. Infructescence *ca.* 3 cm long with the dry male part of the spadix; berries more or less roundish, *ca.* 1.5 mm in diameter, whitish-green with a brownish stigma ; seeds several, ellipsoid, 0.8-1 mm long and 0.5-0.6 mm in diameter, whitish, with endosperm ; testa ribbed. Chromosomes : 2n = 26.

Relationship : *Hottarum sarikeense* is related to *H. kinabaluense* Bogner (in press), which is known from the Mt. Kinabalu in Sabah only.

Acknowledgments : We wish to thank very much Dr. N. Jacobsen (København) for the count of the chromosomes ; Mr. M. Grayum (Amherst, Mass.), for the study of the pollen grains ; Dr. A. Kress (München) for the translation of the Latin diagnosis.

Especially the first author is very grateful to the Smithsonian Institution (Washington, D. C.) for the financial support for his collecting trip to Sarawak in 1978 and to Dr. D. H. Nicolson from the same institution for all his help.

LITERATURE

Bogner, J., 1978. — A Critical List of the Aroid Genera. *Aroideana* 1 (3) : 63-73.

Hotta, M., 1965. — Notes on Schismatoglottidinæ of Borneo, I. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto*, Series B, 32 (1) : 19-30.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 33-52.

Révision du genre *Macropanax* Miq. (*Araliaceæ*)

Chih-bei Shang

Résumé : Dans cette révision sont décrites 13 espèces de *Macropanax* dont 5 nouvelles du Viêt-Nam (*M. membranifolius*, *M. schmidii*, *M. sessilis*, *M. simplicifolius*, *M. vidalii*). Une combinaison nouvelle (*M. baviensis* (Viguier) Shang) est établie. Une variété nouvelle est, en outre, décrite (*M. dispermus* Kuntze var. *integer* Shang).

Summary : In this revision 13 species of *Macropanax* are described among them 5 new species from Viet-Nam (*M. membranifolius*, *M. schmidii*, *M. sessilis*, *M. simplicifolius*, *M. vidalii*). A new combination (*M. baviensis* (Viguier) Shang) is established. In addition, a new variety (*M. dispermus* Kuntze var. *integer* Shang) is described.

Chih-bei Shang, Institut forestier de Nanjing, Jiangsu, Chine ; Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

C'est à Miquel que l'on doit la création du genre *Macropanax*, décrit en 1855 avec 3 espèces. Les auteurs postérieurs n'en ont généralement retenu que 2 comme le fait H. L. Li (1942) dans sa monographie des Araliacées chinoises. Ce nombre est porté à 6 par Hoo & Tseng (1978). Une septième y est ajoutée un peu plus tard par Feng & Y. R. Li (1979) et une huitième par moi-même, *M. paucinervis* (1980).

Au cours de mon stage au Laboratoire de Phanérogamie (1981-82) j'ai pu étudier du matériel d'herbier complémentaire de celui que j'avais déjà examiné dans les principales institutions botaniques de Chine (AU, IBY, KUN, N, NAS, PE). Cela me permet de décrire 5 espèces nouvelles du Viêt-Nam et d'effectuer des regroupements de taxons. Ainsi, le nombre d'espèces de *Macropanax* se trouve maintenant porté à 13.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET AFFINITÉS

En étudiant le genre *Macropanax* j'ai pu constater que les caractères décrits par Miquel et d'autres étaient incomplets ; c'est pourquoi une description plus adéquate est présentée ici (cf. p. 37).

Par ses feuilles composées-palmées et son ovaire biloculaire, le genre *Macropanax* pourrait se confondre avec des genres voisins :

— *Nothopanax* Miq., qui a aussi des fleurs à pédicelle articulé, mais s'en distingue aisément par les styles libres complètement ou au moins dans la moitié supérieure, les fruits en général comprimés, l'albumen uniforme.

— *Brassaiopsis* Decne. et quelques espèces d'*Acanthopanax* Miq., qui ont aussi une colonne stylaire, mais diffèrent de *Macropanax* par la présence fréquente d'épines sur les tiges et des fleurs non articulées.

En l'absence de fleurs et de fruits, il est plus difficile de distinguer *Macropanax* de *Nothopanax*, mais on peut noter cependant les caractères différentiels suivants pour le genre *Macropanax* : 1) présence de petites stipules intrapétiolaires ; 2) feuilles recouvertes de petites écailles à la face inférieure.

Les caractères morphologiques les plus importants permettant de distinguer ou de grouper les espèces sont énumérés ci-dessous :

1. Tige

a) pubescente : *M. paucinervis.*
b) glabre : autres espèces.

2. Tige (lenticelles)

a) saillantes : *M. dispermus.*
b) aplaties : autres espèces.

3. Pétiolule (surtout des folioles latérales)

a) nul : *M. sessilis.*
b) net : presque toutes les autres espèces.

4. Folioles (nombre)

a) 1-3 souvent 1 : *M. simplicifolius.*
souvent 3 : *M. vidalii*, *M. baviensis*, *M. membranifolius.*
b) 3-5 : *M. undulatus*, *M. decandrus*, *M. chienii*, *M. schmidii*, *M. concinnus.*
c) 4-6 : *M. paucinervis.*
d) 3-7 : *M. dispermus*, *M. rosthornii.*

5. Folioles (forme)

a) lancéolées ou ovales : *M. vidalii*, *M. rosthornii*, *M. baviensis*, (*M. dispermus*), (*M. concinnus*).
b) oblongues-elliptiques : *M. chienii*, (*M. dispermus*), *M. paucinervis*, *M. simplicifolius*, *M. decandrus*, *M. sessilis*, *M. undulatus*, *M. membranifolius*, (*M. concinnus*).
c) rhombo-elliptiques : *M. schmidii.*

6. Folioles (marge)

a) dentée : *M. dispermus*, *M. chienii*, *M. rosthornii.*
b) denticulée : *M. pauçinervis*, *M. vidalii*, *M. baviensis.*
c) entière : *M. simplicifolius*, *M. decandrus*, *M. sessilis*, *M. undulatus*, *M. schmidii*, *M. membranifolius*, *M. concinnus.*

7. Folioles (nervures)

a) moins de 6 paires : *M. paucinervis*, *M. decandrus*, *M. sessilis*, *M. baviensis*, *M. schmidii*, (*M. membranifolius*), (*M. undulatus*), *M. vidalii*, (*M. simplicifolius*), *M. concinnus.*
b) plus de 6 paires : *M. chienii*, *M. dispermus*, *M. rosthornii*, (*M. membranifolius*), (*M. undulatus*), (*M. simplicifolius*).

8. Folioles (nervures tertiaires)

a) visibles (en dessous) : *M. dispermus*, *M. chienii*, *M. paucinervis*, *M. baviensis*, *M. simplicifolius*, *M. concinnus.*
b) non visibles : *M. vidalii*, *M. decandrus*, *M. sessilis*, *M. schmidii.*

9. Inflorescences (rachis)

a) pubescentes : *M. dispermus*, *M. chienii*, *M. paucinervis.*
b) glabres : *M. rosthornii*, *M. undulatus*, *M. decandrus.*
c) pailletées : *M. vidalii*, *M. simplicifolius*, *M. sessilis*, *M. baviensis*, *M. schmidii*, *M. membranifolius*, *M. concinnus.*

10. Inflorescences (type)

a) en panicules d'ombelles (axes secondaires ramifiés) : *M. dispermus*, *M. chienii*, *M. paucinervis*, *M. rosthornii*, *M. undulatus.*
b) en pseudo-grappes (axes secondaires non ramifiés mais avec cicatrices bractéales) : *M. vidalii*, *M. decandrus*, *M. simplicifolius*, *M. sessilis*, *M. membranifolius*, *M. baviensis.*
c) en grappes d'ombelles (axes secondaires = pédoncules sans cicatrices bractéales) : *M. concinnus*, *M. schmidii.*

11. Fleurs (calice)

a) 5 (6) dents distinctes : *M. dispermus*, *M. chienii*, *M. baviensis*, *M. undulatus*, *M. schmidii*, *M. membranifolius*, *M. concinnus.*
b) 7-10 dents : *M. vidalii*, *M. decandrus*, *M. simplicifolius.*
c) entier ou presque entier : *M. paucinervis*, *M. sessilis*, *M. rosthornii.*

12. Fleurs (pétales)

a) 7-10 : *M. vidalii*, *M. decandrus*, *M. simplicifolius.*
b) 5 (6) : les autres espèces.

13. Fruits (forme)

a) globuleux (longueur = largeur) : *M. paucinervis*, *M. simplicifolius.*
b) ovoïdes (longueur > largeur) : *M. dispermus*, *M. undulatus*, *M. decandrus*, *M. concinnus.*

14. Fruits (dimensions)

a) > 6 mm : *M. paucinervis*, *M. simplicifolius*, *M. decandrus.*
b) < 6 mm : *M. dispermus*, *M. undulatus.*

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIE

Le genre *Macropanax* est endémique de l'Asie. Les espèces se répartissent de l'Himalaya oriental au centre de la Chine, à l'Indochine et jusqu'à Java (Tabeau 1 et Carte).

D'après les collections actuelles il n'y a aucun représentant du genre au Cambodge et au Laos. *M. dispermus* est l'espèce qui a la plus large répartition géographique : Népal, Inde, Bhoutan, Birmanie, Thaïlande, Chine, Viêt-Nam et Archipel malais. *M. undulatus* se rencontre en Inde, au Bhoutan, en Birmanie, en Chine et au Viêt-Nam (var. *simplex*). Parmi les 11 autres espèces, 6 sont répandues au Viêt-Nam, 4 en Chine et 1 à Java.

Toutes ces espèces se rencontrent dans des milieux divers : forêts humides, forêts sèches, fourrés secondaires ; mais la plupart préfèrent les forêts humides, souvent le long des cours d'eau.

Leur répartition approximative en altitude est figurée sur le tableau 2 ; on s'aperçoit que beaucoup d'espèces se situent entre 500 et 1500 m ; *M. sessilis*, *M. concinnus* et *M. membranifolius* se trouvent à basse altitude ; par contre, *M. dispermus* et *M. undulatus* peuvent se rencontrer jusqu'à 2300 m.



Répartition du genre **Macropanax**.

Tableau 1 : Répartition géographique des espèces de *Macropanax*.

	Népal	Inde	Bhoutan	Birmanie	Thaïlande	Chine	Viêt-Nam	Indonésie (Java)
1. *M. dispermus*	+	+	+	+	+	+	+	+
2. *M. chienii*						+		
3. *M. paucinervis*						+		
4. *M. vidalii*							+	
5. *M. simplicifolius*							+	
6. *M. decandrus*						+		
7. *M. sessilis*							+	
8. *M. rosthornii*						+		
9. *M. baviensis*							+	
10. *M. undulatus*								
var. *undulatus*		+	+	+		+		
var. *simplex*						+	+	
11. *M. concinnus*								+
12. *M. schmidii*							+	
13. *M. membranifolius*							+	

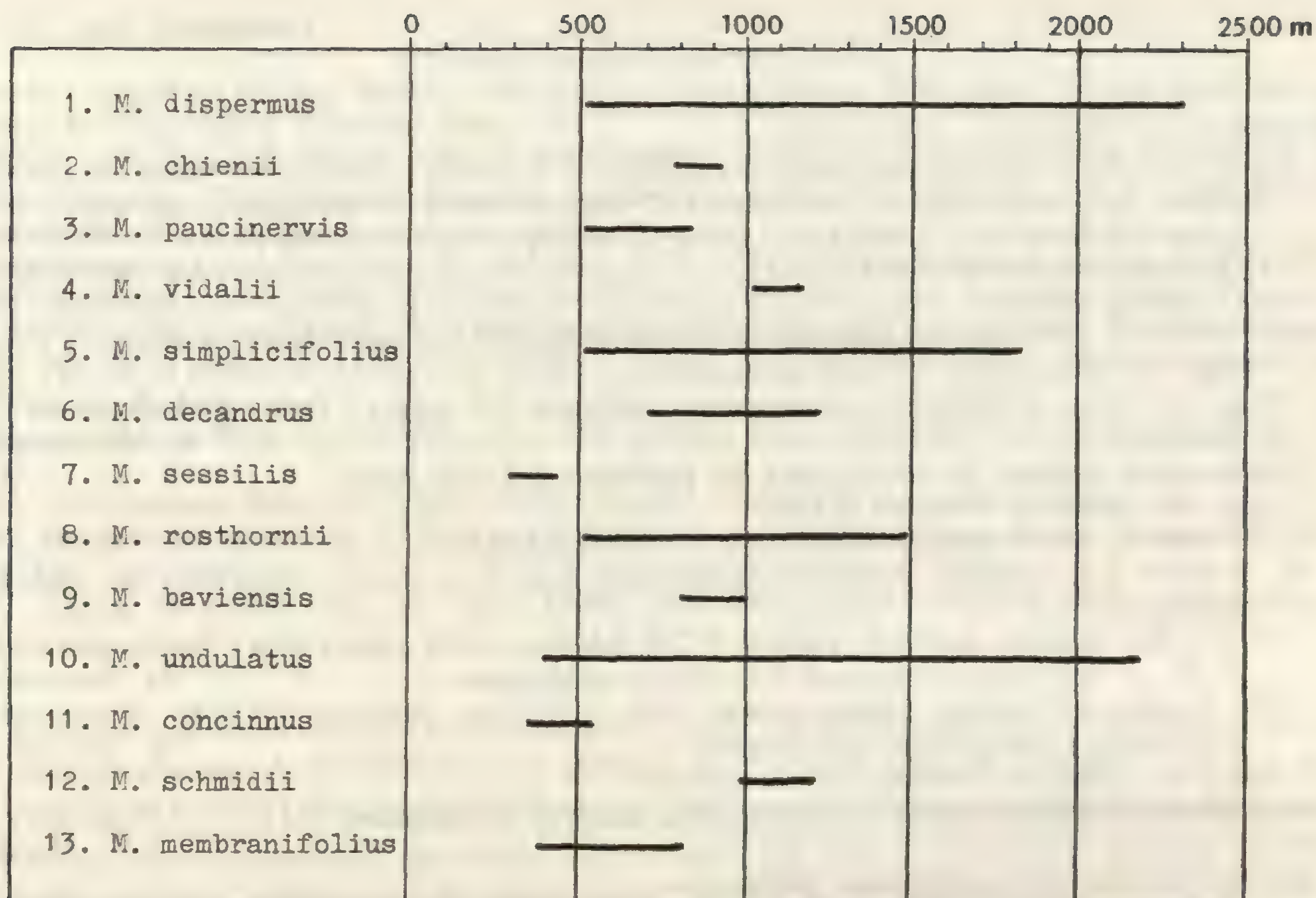


TABLEAU 2 : Répartition en altitude des espèces de **Macropanax**.

MACROPANAX Miquel

Fl. Ind. Bat. 1 (1) : 763 (1855) ; SEEMANN, J. Bot. 2 : 293 (1864) ; CLARKE, *in* HOOK. f., Fl. Brit. Ind. 2 : 738 (1879) ; VIGUIER, *in* LECOMTE, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1164 (1923) ; H. L. LI, Sargentia 2 : 60 (1942) ; HUTCH., Gen. Fl. Pl. 2 : 80 (1967) ; HOO & TSENG, Fl. Reipub. Popul. Sin. 54 : 128 (1978) ; FENG & Y. R. LI, Fl. Yun. 2 : 472 (1979).

Arbres ou arbrisseaux inermes, parfois sarmenteux à rameaux pourvus souvent de lenticelles éparses. Feuilles alternes, composées-palmées, à 3-7 folioles, rarement 1-2, plus ou moins recouvertes de petites écailles en dessous, à petites stipules connées en dedans du pétiole.

Inflorescences terminales en panicules, grappes ou pseudo-grappes d'ombelles. Fleurs petites, nettement articulées sur leur pédicelle. Bractées caduques. Calice en tube, à 5-10 dents ou presque entier. Pétales 5-10, à préfloraison valvaire. Étamines 5-10. Ovaire à 2 loges (exceptionnellement 3), couronné par un disque épais et conique, atténué en une colonne stylaire.

Fruits drupacés, ellipsoïdes ou globuleux, à noyaux papyracés ou osseux ; graines à albumen fortement ruminé.

ESPÈCE-TYPE : *Macropanax dispermus* (Blume) Kuntze.

Clé des espèces et variétés

1. Inflorescences densément pubescentes.
  2. Tiges et calices glabres ; nervures secondaires 6-9 paires ; fruits ellipsoïdes ou inconnus.
    3. Folioles 3-7, en général 5 ; nervures tertiaires distinctes seulement en dessous ; pétales et étamines longs de 1,5 mm env. ; fruits ellipsoïdes, longs de 5 mm env.. 1. *M. dispermus*
      4. Folioles dentées au bord .... 1a. var. *dispermus*
      4'. Folioles entières.. 1b. var. *integer*
    3'. Folioles 3, rarement 4 ; nervures tertiaires distinctes sur les 2 faces ; pétales et étamines longs de 3 mm env. ; fruits inconnus.............................. 2. *M. chienii*
  2'. Tiges et calices pubescents ; nervures secondaires 4-6 paires ; fruits globuleux, de 8 mm de diamètre.. 3. *M. paucinervis*
1'. Inflorescences glabres ou recouvertes de paillettes à l'état jeune.
  5. Dents du calice et étamines 7-10.
    6. Folioles 3, denticulées, lancéolées ou ovales-lancéolées.................. 4. *M. vidalii*
    6'. Folioles 1-3, entières, rarement denticulées vers le sommet, elliptiques ou oblongues-elliptiques.
      7. Feuilles simples souvent, parfois à 2-3 folioles sur la même tige ; limbe plutôt épais, 7-21 × 3,5-11 cm ; étamines 7-8 ; fruits sphériques............ 5. *M. simplicifolius*
      7'. Feuilles à 3 folioles, plutôt minces, 8-16 × 3-9 cm ; étamines (7) 8-10 ; fruits ovoïdes-sphériques (plus longs que larges)............................ 6. *M. decandrus*
  5'. Dents du calice et étamines 5, rarement 6.
    8. Folioles latérales sessiles ou subsessiles, caudées au sommet, 5-15 × 3-7 cm.......... 7. *M. sessilis*
    8'. Folioles latérales nettement pétiolulées.
      9. Folioles dentées ou denticulées au bord.
        10. Folioles 5-7, oblancéolées, dentées au bord, 5-12 × 1-3 cm ; inflorescences à nombreuses ombelles (plus de 10)................................ 8. *M. rosthornii*
        10'. Folioles (1-) 3, ovales-lancéolées ou ovales, denticulées, 7-12 × 2-5 cm ; inflorescences à 2-6 ombelles....................................... 9. *M. baviensis*
      9'. Folioles entières (rarement denticulées près du sommet).
        11. Folioles 5, rarement 3, souvent papyracées ; fleurs en été ou en automne.
          12. Folioles elliptiques-lancéolées ou oblongues-elliptiques, ou lancéolées ; inflorescences dépassant 15 cm de longueur, plutôt lâches ; pétales et étamines 5.
            13. Inflorescences glabres en panicules ou pseudo-grappes d'ombelles ; axes secondaires ramifiés ou non, marqués de cicatrices bractéales.. 10. *M. undulatus*
              14. Inflorescences amples, longues de 20-60 cm, en panicules d'ombelles ; axes secondaires ramifiés, portant chacun plusieurs ombelles. 10a. var. *undulatus*
              14'. Inflorescences plus petites, longues de 15-25 cm, en pseudo-grappes d'ombelles ; axes secondaires non ramifiés, ne portant qu'une seule ombelle........ 10b. var. *simplex*
            13'. Inflorescences densément couvertes de paillettes, en grappes d'ombelles ; axes secondaires ni ramifiés ni marqués de cicatrices bractéales (= pédoncules ombellifères).. 11. *M. concinnus*
          12'. Folioles rhombo-elliptiques, 4-12 × 1,5-6 cm ; inflorescences compactes, longues de 7 cm env. ; pétales et étamines 6, rarement 5.............. 12. *M. schmidii*
        11'. Folioles 3, membraneuses ; inflorescences longues de 8-14 cm ; pédoncules épais, dilatés au sommet ; fleurs en janv.-févr................ 13. *M. membranifolius*

1. **Macropanax dispermus** (Blume) Kuntze

Rev. Gen. : 271 (1891) ; Feng & Y. R. Li, Fl. Yun. 2 : 472 (1979).

1a. var. **dispermus**

— *Aralia disperma* Blume, Bijdr. : 872 (1825) ; type : *Blume 1441*, Java, *Sylvis altioribus montium* Burangrang *et* Tjerimai (holo-, L).
— *Hedera disperma* A. DC., Prodr. 4 : 265 (1830) ; basé sur *Aralia disperma* Blume.
— *Aralia ? calyculata* Zoll. & Moritzi, Syst. Verz. Zoll. : 41 (1845-46) ; type : *Zollinger 1988*, Java (iso-, P, G, FI).
— *Macropanax oreophilum* Miq., Fl. Ind. Bat. 1 (1) : 764 (1855) ; Seemann, J. Bot. 2 : 294 (1864) ; Revis. Heder. : 20 (1868) ; Clarke, *in* Hook. f., Fl. Brit. Ind. 2 : 738 (1879) ; Viguier, *in* Lecomte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1164, *fig. 137* (7-8) et *fig. 138* (1-2) (1923) ; H. L. Li, Sargentia 2 : 61 (1942) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipub. Popul. Sin. 54 : 132 (1978) ; type : basé sur *Aralia disperma* Blume.
— *M. oreophilum* Miq. var. β Miq., *l.c.* : 764 (1855) ; type : *Horsfield s.n.*, Java (holo-, L ; iso-, K).
— *M. floribundum* Miq., *l.c.* : 764 (1855) ; type : *Junghuhn s.n.*, Java (holo-, L).
— *M. serratifolius* Feng & Y. R. Li, Fl. Yun. 2 : 473 (1979) ; type : *Exp. Yunnan 388* (holo-, KUN), *syn. nov.*
— *H. serrata* Wallich, List. nº 4915 (1831), *nom. nud.* ; type : *Wallich 4915*, Inde (holo-, K ; iso-, G).

Arbre de 12 m, à rameaux glabres pourvus de lenticelles jaunâtres saillantes. Feuilles composées-palmées, à 3-7 folioles (en général 5) ; pétiole long de 7-20 cm, glabre ; pétiolule long de 0,5-5 cm ; limbe papyracé ou un peu coriace, oblong ou elliptique, ou lancéolé, de 7-20 × 2-8 cm, acuminé ou caudé au sommet, en coin ou arrondi à la base, denté ou denticulé au bord, glabre sur les deux faces ; nervures secondaires 6-9 paires, distinctes ; nervures tertiaires visibles seulement en dessous.

Inflorescence paniculée, longue de 20-50 cm, couverte de poils bruns étoilés ; axes secondaires portant plusieurs ombelles, de 1,5 cm de diamètre env. ; pédoncules de 1-3 cm, pédicelles de 4-8 mm. Calice glabre, à 5 dents. Pétales 5, triangulaires-ovales, de 1,5 mm env. Étamines 5, à filets de 2 mm env. Ovaire biloculaire ; styles soudés en colonne.

Fruits ellipsoïdes, longs de 5 mm env. ; styles persistants, longs de 2 mm env.

Type : *Blume 1441*, Java (holo-, L).

Espèce répandue dans le SW de la Chine (Yunnan), au Bhoutan, au Népal, en Birmanie (centre-ouest), en Inde, au Viêt-Nam, en Thaïlande et jusqu'en Indonésie (Java), en forêts ou dans les formations secondaires, le long des torrents, de 500 à 2300 m d'altitude.

Remarques : Malgré la variabilité de la forme et du nombre des folioles et de la taille de l'inflorescence, on peut bien reconnaître cette espèce par la dense pubescence brune des inflorescences et par les folioles dentées.

Après avoir étudié le type de *M. serratifolius* Feng & Y. R. Li, il apparaît que ce taxon est conspécifique de *M. dispermus* (Blume) Kuntze. Feng & Y. R. Li avaient indiqué un ovaire 3-loculaire ; en fait, ce n'est généralement pas le cas ; il y a le plus souvent 2 loges, rarement 3.

Matériel étudié : Bhoutan : *R. E. Cooper 4610, 4931*, E. — Birmanie : Mt. Victoria, *Kingdon Ward 22650*, E. — Chine : Yunnan : *Exp. Yunnan 388, 1568*, KUN ; *G. Forrest 11822*, W ; *25227, 26085, 26139*, E ; *Henry 13082, 13083A*, K ; *13083*, K, E ; *C. W. Wang 78358, 82241, 84965*,

85571, 89367, 90217, KUN. — Inde : Khasia : *C. B. Clarke 4006D*, FI ; *17741*, E ; *Hooker f. & Thomson s.n.* (1861), E, FI, G, P, W ; Sikkim : *G. King 2334, 5040*, G ; *S. Kurz s.n.* (1868), W ; *J. H. Lace 2388*, E ; *G. Watt 5015, 6144, 6182*, E ; E. Himalaya : *Griffith 2683, 2684, 2689*, P ; *7684*, W ; *Prain s.n.*, P ; Assam : *Clarke 37141E*, FI ; *King's Collect. s.n.* (1890), FI ; Inde orientale : *Clarke 43009B*, P, FI ; *Shillong 44323E*, G ; sans localité : *Madden's 244*, E ; *Wallich 4915*, G, K. — Indonésie : Java : *Anderson 185*, P ; *Blume 1441*, L ; *1836, 1854*, P ; *Forbes 888, 992*, P ; *Hasan 125*, G ; *Hochreutiner 841*, G ; *Horsfield s.n.*, K ; *Junghuhn s.n.*, L ; *Koorders 726B, 13229, 14880B, 28493B*, P ; *Pleyte 116*, G ; *Soejatni 28*, G ; *Zollinger 424, 1306*, P ; *1988*, FI, G, P. — Népal : *Stainton, Sykes & Williams 8877*, E. — Thaïlande : Chiang Mai : *H. Garrett 459*, E ; *A. F. G. Kerr 3105, 3251, 11560*, E, K ; *K. Larsen, Santisuk & Warncke 2948*, E ; Loei : *A. F.G. Kerr 20045*, K. — Viêt-Nam : Binh Tri Thiên : *Poilane 10965*, P.

1b. var. **integer** Shang, *var. nov.*

A typo recedit foliolis integris.

Type : *C. B. Clarke 40215*, Inde, Khasia (holo-, G).

Variété localisée en Inde orientale, en forêt, vers 1200 m d'altitude.

2. **Macropanax chienii** Hoo

Acta Phytotax. Sin., add. : 165 (1965) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipub. Popul. Sin. 54 : 131 (1978) ; Feng & Y. R. Li, Fl. Yun. 2 : 473 (1979).

Petit arbre de 5 m env. à rameaux gris-jaunâtres, glabres, striés. Feuilles composées palmées, à 3-4 folioles ; pétiole long de 3-7 cm, strié, glabre ou presque glabre ; pétiolule pubescent d'abord, puis glabre, long de 3-30 mm ; limbe papyracé, oblong-elliptique ou oblong, 7-16,5 × 3,5-8,5 cm (souvent les folioles latérales sont plus petites), acuminé au sommet, arrondi à la base, glabre sur les deux faces, bordé de dents distantes ; nervures secondaires 6-8 paires, distinctes en dessus, saillantes en dessous ; nervures tertiaires apparentes sur les deux faces.

Inflorescence en panicule lâche, longue de 25 cm env., recouverte d'un tomentum brun, dense ; axes secondaires de 3,5-9 cm, portant 2-5 ombelles formées de 10-15 fleurs et ayant 1,5-2 cm de diamètre ; pédoncules de 0,8-2 cm, pédicelles de 6-8 mm, entièrement couverts d'un tomentum dense, brun ; calice glabre, long de 2,5 mm, à 5 dents triangulaires. Pétales 5, verts, triangulaires, de 3 mm env. Étamines 5, de 3 mm env. Ovaire à 2 loges ; styles 2, soudés.

Fruits inconnus.

Type : *C. W. Wang 80512*, Chine, Yunnan, Mengla (holo-, PE).

Le type, seul matériel connu de cette espèce, a été récolté au S de la Chine, dans un fourré, vers 850 m d'altitude.

3. **Macropanax paucinervis** Shang

Acta Phototax. Sin. 18 (1) : 93 (1980).

Arbre de 15 m, à écorce grise. Rameaux parsemés de poils gris. Pétiole long de 16 cm env., glabre ; pétiolule long de 0,3-3,5 cm, celui de la foliole médiane toujours plus long que les autres. Folioles 4-6, papyracées, oblongues ou obovales-oblongues, rarement elliptiques, de 6-14 × 3-7 cm, aiguës au sommet, arrondies ou largement en coin à la base, denticulées sur les 2/3 supérieurs, glabres en dessus, recouvertes de petites écailles en dessous ; nervures secondaires 4-6 paires, un peu saillantes en dessus, bien visibles en dessous ; nervures tertiaires apparentes seulement en dessous.

Inflorescence en panicule lâche, longue de 30 cm env. ; axes secondaires longs de 20 cm, finement tomenteux brun ; ombelles formées de 20 fleurs env., de 2-3 cm de diamètre ; pédoncules de 1,5-5 cm ; pédicelles de 4-15 mm ; fleurs blanches, de 4 mm de diamètre ; calice à pubescence grise à l'extérieur, entier (dents presque invisibles). Pétales 5, ovales-triangulaires, longs de 2 mm. Étamines 5. Ovaire biloculaire ; styles 2, soudés.

Ombelles en fruits de 2,5-5 cm de diamètre ; fruits globuleux, de 8 mm de diamètre ; styles persistants, bifides à la partie supérieure.

Type : *Li Zhongti 40124*, Chine, Guangxi, Longzhou Xian (holo-, IBY).

Espèce localisée au sud de la Chine, vers 500-800 m d'altitude.

Matériel étudié : Chine : Guangxi, Longzhou Xian : *Li Zhongti 40124*, IBY ; *Li Zhiji 3156*, IBY.

4. **Macropanax vidalii** Shang, *sp. nov.* — Pl. 1.

Frutex ad 3 m altus. Foliola 3, raro 1, 2, chartacea, lanceolata vel ovato-lanceolata, interdum obovato-lanceolata, 6-16 cm longa, 2,5-6 cm lata, apice acuta, basi asymetrica, late cuneata, margine sparse denticulata, nervis lateralibus 4-6. Panicula terminalis, ca. 7 cm longa, ramentacea, 3-9-umbellis racemose dispositis. Flores albi, 9-10 mm diam. ; calycis tubus 3,5 mm longus, microdontus ; petala 7-9 ; stamina 7-9. Petalis æquilonga.

Arbrisseau de 3 m env. Rameaux jeunes gris-verdâtres, glabres, à lenticelles jaunâtres. Pétiole long de 3-20 cm, glabre, strié sur le sec ; pétiolule long de 1-5 cm. Folioles 3, rarement 1-2, papyracées, lancéolées ou ovales-lancéolées, parfois obovales-lancéolées, de 6-16 × 2,5-6 cm, aiguës au sommet, asymétriques et largement cunéiformes, rarement arrondies à la base, à petites dents au bord, celui-ci recourbé vers le bas ; faces glabres ; face inférieure couverte d'écailles jaunes ; nervures secondaires 4-6 paires, un peu saillantes en dessus, visibles en dessous ; nervures tertiaires invisibles.

Inflorescence terminale, longue de 7 cm env. ; axe principal et axes secondaires pailletés, portant 3-9 ombelles, groupées en pseudo-grappes ; ombelles de 2,5 cm de diamètre formées de 7-15 fleurs ; pédoncules long de 3 cm env. ; pédicelles longs de 1 cm. Fleurs blanches, larges de 9-10 mm ; tube du calice long de 3,5 mm, à 7-9 denticules. Pétales 7-9, ovales-triangulaires, longs de 3,5 mm. Étamines 7-9, aussi longues que les pétales. Ovaire biloculaire ; styles soudés en colonne.

Fruits mûrs inconnus.

Type : *Poilane 32905*, Viêt-Nam, Gia Lai-Công Tum, entre Dak Dru Dak et Dak Bau Không (holo-, P). Seul matériel connu.

Espèce voisine de *M. decandrus* Hoo et de *M. simplicifolius* Shang, dont elle se distingue par les folioles lancéolées ou ovales-lancéolées, denticulées au bord et par les fleurs plus grandes.

Espèce localisée au Centre Viêt-Nam vers 1100 m d'altitude.

5. **Macropanax simplicifolius** Shang, *sp. nov.* — Pl. 1.

Arbor ad 10 m alta. Petioli variabiles, 1,5-10 cm longi (in foliis simplicifoliis) vel 7-30 cm longi (in foliis compositis) ; petioluli 0,8-4 cm longi. Folia plerumque simplicifolia, interdum composita, 2-3 foliolis, chartacea vel subcoriacea, elliptica vel oblonga, 7-21 cm longa, 3,5-11 cm lata, margine integra ; nervis lateralibus utrinsecus 5-7. Panicula 7-10 cm longa, ramentacea, umbellæ ca. 15-floræ, 2 cm diam., calycis tubus 3 mm longus, 7-8 dentatus ; petala 7-8, ca. 3 mm longa ; stamina 7-8. Fructus globosi, 8-9 mm diam.

Arbre de 10 m. Rameaux verts-jaunâtres, glabres, lenticellés. Pétiole variable, long de 1,5-10 cm (feuilles simples) ou 7-30 cm (feuilles composées) ; pétiolule long de 0,8-4 cm, canaliculé en dessus. Feuilles souvent simples, parfois composées à 2-3 folioles sur la même tige, papyracées ou presque coriaces, elliptiques ou oblongues, de 7-21 cm (souvent 9-15) × 3,5-11 (souvent 4,5-7), aiguës ou un peu caudées au sommet, largement cunéiformes à la base, rarement arrondies, entières, glabres, recouvertes d'écailles en dessous ; nervures secondaires 5-7 paires, saillantes sur les deux faces ; nervures tertiaires visibles des deux côtés.

Inflorescence terminale, longue de 7-10 cm ; axe principal et axes secondaires pailletés ; ombelles réunies en pseudo-grappe, portant chacune 15 fleurs env. ; pédoncules longs de 1-6 cm, pédicelles longs de 4-8 mm. Fleurs larges de 6-7 mm ; tube du calice long de 3 mm, à 7-8 denticules. Pétales 7-8, triangulaires, longs de 3 mm env. Étamines 7-8, à filets longs de 2 mm. Ovaire biloculaire ; styles soudés.

Fruits globuleux, de 8-9 mm de diamètre, à styles persistants longs de 2 mm ; pédicelles sur le fruit longs de 0,8-1,5 cm.

Type : *Poilane 10949* (holo-, P).

Espèce voisine de *M. decandrus* Hoo, dont elle diffère par les feuilles souvent simples parfois sur la même tige, à 3 folioles, les feuilles (ou folioles) plus grandes, les inflorescences plus petites et les fruits sphériques non ovoïdes.

Espèce rencontrée au Centre Viêt-Nam, en forêt, de 600 à 1800 m d'altitude.

Matériel étudié : Viêt-Nam : Binh Tri Thiên, massif de Dông Tri : *Poilane 10949*, *25321*, P ; Kontum : *Poilane 32024*, P ; Quang Nam-Da Nang : *Poilane 31749*, P.

6. **Macropanax decandrus** Hoo

Acta Phytotax. Sin., add. 1 : 164 (1965) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipub. Popul. Sin. 54 : 129 (1978).

Arbre de 5-7 m, à tronc de 18-30 cm de diamètre, à rameaux gris, striés longitudinalement et lenticellés. Feuilles composées-palmées, à 3 folioles (rarement 2 ou 5) ; pétiole long de 2,5-14 cm, glabre ; pétiolule de 1-5 cm, glabre ; limbe papyracé, oblong ou oblong-



Pl. 1. — **Macropanax vidalii** Shang : **1**, portion de rameau × 1/3 ; **2**, détail du bord de la feuille × 2 ; **3**, fleur épanouie × 5. — **M. simplicifolius** Shang : **4**, portion de rameau avec fruits × 1/3 ; **5**, fruit × 2. (**1-3**, *Poilane 32905* ; 4-5, *Poilane 10949*).

elliptique, de 8-16 × 3-9 cm, brusquement caudé ou acuminé au sommet, obtus ou largement en coin à la base, entier, rarement denticulé à la partie supérieure ; nervures secondaires 4-6 paires, saillantes sur les deux faces ; nervures tertiaires invisibles.

Inflorescence glabre, longue de 8-12 cm, à env. 10 axes secondaires portant chacun une ombelle de 2,5 cm de diamètre env. (pseudo-grappes) ; pédoncules longs de 1,5-2 cm, pédicelles longs de 8 mm env. ; calice glabre, long de 2 mm, à 7-10 dents triangulaires. Pétales 7-10, blancs, triangulaires-ovales, longs de 3,5 mm env. Étamines 7-10, à filets de 4 mm. Ovaire biloculaire ; styles 2, complètement soudés, longs de 0,5 mm.

Fruits ovoïdes, de 8-9 mm de diamètre, à styles persistants, longs de 2,5 mm env.

Type : *S. K. Lau 25484* (holo-, IBY).

Espèce endémique de Hainan, rencontrée en forêt, le long des cours d'eau, sur les pentes montagneuses, de 700 à 1200 m d'altitude.

Matériel étudié : Hainan : Baisha, Napang : *S. K. Lau 25484*, IBY ; Lingshui : *C. Wang 36325*, IBY ; *Hong-mao-shan Tsang, Tang & Fung 146*, E, G, K.

7. **Macropanax sessilis** Shang, *sp. nov.* — Pl. 2.

Arbuscula ca. 3 m alta. Petioli 2-14 cm longi. Foliola (2) 3 (4), lateralia sessilia vel subsessilia, centralia petiolulata (petiolulis 0,5-2 cm longis), chartacea, elliptica vel oblonga-elliptica, 5-15 cm longa, 3-7 cm lata, apice caudata, margine integra, raro remote denticulata ; nervis lateralibus utrinsecus ca. 5, leviter arcuatis, ad marginem anastomosentibus. Panicula terminalis ca. 12 cm longa, ramentacea. Flores ca. 8 mm diam., calycis tubus 1,5 mm longus, subinteger ; disci convexi, notabiles ; petala 5, ca. 3 mm longa ; stamina 5. Fructus ignotus.

Arbrisseau de 3 m, à rameaux glabres. Pétiole long de 2-14 cm. Folioles (2) 3 (4), les latérales en général sessiles ou subsessiles, les centrales à pétiolules longs de 0,5-2 cm, papyracées, elliptiques ou oblongues-elliptiques, de 5-15 × 3-7 cm, acuminées, caudées au sommet, cunéiformes ou obtuses à la base, entières, rarement denticulées près du sommet, glabres sur les deux faces ; nervures secondaires 5 paires env., un peu courbées vers l'extrémité, anastomosées vers les bords, distinctes en dessous ; nervures tertiaires invisibles.

Inflorescence longue de 12 cm env. ; axe principal et axes secondaires pailletés ; plusieurs ombelles groupées en pseudo-grappe ; ombelles larges de 1,5-2 cm ; pédoncules longs de 3 cm. Pédicelles de 5-7 mm. Fleurs larges de 8 mm env. Calice presque entier (à 5 dents peu marquées), tube long de 1,5 mm, disque nettement convexe. Pétales 5, longs de 3 mm env., ovales-triangulaires. Étamines 5, à filets de 4 mm. Ovaire biloculaire ; styles soudés.

Fruits inconnus.

Type : *Balansa 1358*, Viêt-Nam, Lang Son, Dong Dang (holo-, P). Seul matériel connu.

Cette espèce se rapproche un peu de *M. undulatus* Seemann var. *simplex* H. L. Li ; elle s'en distingue par les folioles latérales sessiles, les fleurs plus grandes et la nervation différente.

Espèce localisée au N Viêt-Nam, près de la frontière chinoise vers 300-400 m d'altitude.



Pl. 2. — **Macropanax sessilis** Shang : **1**, portion de rameau avec inflorescence × 1/2 ; **2**, fleur sans pétales × 5. — **M. membranifolius** Shang : **3**, feuille réduite × 1/2 ; **4**, une ombelle × 3/2 ; **5**, fleur × **5** ; **6**, fleur sans pétales × 5. (1-2, *Balansa 1358* ; 3-6, *Pételot 6991*).

8. **Macropanax rosthornii** (Harms ex Diels) C. Y. Wu ex Hoo

Acta Phytotax. Sin., add. 1 : 166 (1965) ; Lauener, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 32 : 95 (1972) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipub. Popul. Sin. 54 : 129 (1978).

— *Nothopanax rosthornii* Harms ex Diels, Bot. Jahrb. 29 : 487 (1900) ; Harms & Rehd., *in* Sargent, Pl. Wils. 2 : 577 (1916) ; Chung, Mem. Sci. Soc. China 1 : 187 (1924) ; H. L. Li, Sargentia 2 : 68 (1942) ; type : *C. Rock & Rosthorn 377*, Chine, Sichuan, O.
— *Acanthopanax rosthornii* Viguier, Ann. Sci. Nat. 9, Bot. 4 : 42 (1906) ; basé sur *Nothopanax rosthornii* Harms ex Diels (1900).
— *Heptapleurum esquirolii* Léveillé, Bull. Acad. Géogr. Bot. 24 : 45 (1914) et Fl. Kouy-Tcheou : 35 (1914) ; type : *Cavalerie 871*, Chine, E, P.

Arbrisseau ou arbre de petite taille, à rameaux glabres d'abord verts-jaunâtres puis devenant plus foncés. Pétiole long de 4-20 cm, pétiolule long de 3-12 mm. Folioles 5-7, papyracées, oblancéolées ou étroites oblancéolées, de 5-12 × 1-3 cm, acuminées, souvent caudées au sommet, atténuées à la base, aiguës ou obtuses, finement crénelées-glanduleuses sur les bords, vert foncé en dessus, verdâtres en dessous, glabres sur les deux faces ; nervures secondaires 8-10 paires, un peu saillantes sur les deux faces ; nervures tertiaires visibles ou non en dessous.

Inflorescence paniculée, glabre, longue de 12-20 cm, à axes secondaires portant plusieurs ombelles de 0,8-1,5 cm de diamètre formées de 5-10 fleurs ; pédoncules longs de 0,6-1,5 cm, pédicelles longs de 3-8 mm ; calice presque entier (5 dents minuscules), long de 1,5 mm env. Pétales 5, triangulaires-ovales, longs de 1,5 mm env. Étamines 5, à filets longs de 2-3 mm. Ovaire biloculaire ; styles 2, soudés.

Fruits ovoïdes-globuleux, de 5 mm de diamètre env., styles persistants, bifides au sommet.

Type : *C. Rock & A. V. Rosthorn 337*, Chine, Sichuan, Nan Chuan (holo-, O).

Espèce du centre et du sud de la Chine, rencontrée entre 500 et 1500 m d'altitude.

Matériel étudié : Chine : Sichuan : *C. Rock & A. V. Rosthorn 337*, O ; Guizhou : *Cavalerie 871*, E, P ; *Y. Tsiang 6936*, E ; Hubei : *Wilson 1961*, E.

9. **Macropanax baviensis** (Viguier) Shang, *comb. nov.*

— *Acanthopanax baviensis* Viguier, Ann. Sc. Nat., Bot., 9e ser., 9 : 324 (1909) ; *in* Lecomte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1166 (1923).

Plante ± sarmenteuse, à rameaux glabres, lenticellés. Feuilles à 1-3 folioles ; pétiole long de 2-11 cm, pétiolule de la foliole médiane plus long, 2-2,5 cm, que celui des folioles latérales (1 cm env.) ; limbe un peu coriace, ovale-lancéolé ou ovale, de 7-12 × 2-5 cm, acuminé au sommet, atténué à la base, à bord légèrement recourbé et présentant des dents espacées, à petites écailles en dessous ; nervures secondaires 4-5 paires, saillantes à la face inférieure ; nervures tertiaires en réseau lâche et visible.

Inflorescence pailletée en pseudo-grappe, de 2-6 ombelles à 15-20 fleurs, pédonculées sur 2-3 cm ; pédicelles longs de 6-10 mm, nettement articulés ; fleurs longues de 4 mm

env. ; calice à 5 dents minuscules. Pétales 5, blancs, épais, pourvus d'une crête médiane interne et cohérents en calyptre. Étamines 5, à filets courts. Ovaire formé de 2 carpelles (rarement de 3) ; styles soudés sauf dans la partie supérieure avec 2 stigmates.

Fruits inconnus.

TYPE : *Balansa 346*, Viêt-Nam, Ha Son Binh, Mt. Bavi (holo-, P). Seul matériel connu.

Espèce localisée au Viêt-Nam, de 800 à 1000 m d'altitude.

REMARQUE : Cette espèce a été placée dans le genre *Acanthopanax* par VIGUIER, mais, par les tiges inermes, les feuilles pourvues de petites écailles en dessous, les pédicelles nettement articulés, elle appartient certainement au genre *Macropanax*.

10. **Macropanax undulatus** Seemann

J. Bot. 2 : 294 (1864) ; Revis. Heder. : 20 (1868) ; CLARKE, *in* HOOK. f., Fl. Brit. Ind. 2 : 738 (1879) ; CHUNG, Mem. Sci. Soc. China 1 : 187 (1924) ; MERR., Lingn. Sci. J. 2 : 49 (1932) ; Y. CHEN, Tax. Dendr. Chin. 929 (1937) ; H. L. LI, Sargentia 2 : 61 (1942), *p.p.*, *excl. spec.* Hainan ; Hoo & TSENG, Fl. Reipub. Popul. Sin. 54 : 130 (1978) ; FENG & Y. R. LI, Fl. Yun. 2 : 474 (1979).

10a. var. **undulatus**

— *Macropanax concinnum* auct., *non* MIQ. ; VIGUIER, *in* LECOMTE, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1165 (1923), *p.p.*
— *M. parviflorus* Hoo & TSENG, Acta Phytotax. Sin., add. 1 : 165 (1965) ; FENG & Y. R. LI, Fl. Yun. 2 : 476 (1979) ; type *T. T. Yu 20489*, PE, *syn. nov.*
— *Hedera undulata* WALLICH, List. : nº 4916 (1832), *nom. nud.* ; type : *Wallich 4916*, Inde, Khasia (holo-, K ; iso-, G, W).

Arbre de 4-15 m. Feuilles composées-palmées, à 3-5 folioles ; pétiole glabre, long de 4-15 cm ; pétiolule long de 0,5-3 cm ; limbe un peu coriace, elliptique-lancéolé ou oblong-elliptique, rarement oblong, de 5-16 × 2-6 cm, aigu-acuminé au sommet, atténué aigu exceptionnellement arrondi à la base, entier, rarement subdenté ; nervures secondaires 4-7 paires, distinctes sur les deux faces ; nervures tertiaires indistinctes.

Inflorescence en panicule, longue de 20-40 cm, glabre, à plusieurs axes ramifiés longs de 4-15 cm, portant chacun plusieurs ombelles, celle située au sommet de l'axe souvent plus grande que celle située en bas, en général, de 1-2,5 cm de diamètre ; pédoncules de 5-15 mm ; pédicelles de 3-8 mm ; fleurs blanches, calice à 5 dents, glabre, long de 1,5 mm env. ; pétales 5, longs de 1,5-2 mm. Étamines 5, à filets de 2-2,5 mm. Ovaire biloculaire ; styles soudés.

Fruits ovoïdes-sphériques, longs de 6 mm env. ; styles persistants, longs de 2 mm env.

TYPE : *Wallich 4916*, Inde, Khasia (holo-, K ; iso-, G, W).

Espèce répandue au SW de la Chine, en Birmanie, au Bhoutan et en Inde, de 400 à 2200 m d'altitude ; fl. oct.-déc., fruits mai-juin de l'année suivante.

Remarque : La comparaison du type de cette espèce avec celui de *M. parviflorus* Hoo & Tseng conduit à considérer ces 2 taxons comme conspécifiques, aucune différence marquante ne les distinguant.

Matériel étudié : Chine : Yunnan : *M. T. T. Yu 20163*, E, KUN ; *20489*, E, KUN, PE ; *Mao Pinyi 5905*, KUN. — Birmanie : *G. Forrest 24970*, E ; *Sacy 47*, E. — Bhoutan : *R. E. Cooper 1186*, E. — Inde : Khasia : *C. B. Clarke 40683B*, *40683D*, G ; *Hooker f. & Thomson s.n.*, E, G, W ; *Wallich 4916*, G, K, W ; Sikkim : *C. B. Clarke 25041*, *25445*, E ; *Hooker f. & Thomson s.n.*, G, W ; *G. King 95B*, E ; *187*, W ; *4040*, G ; *S. Kurz s.n.* (1889), G ; Assam : *W. G. Craib 126*, E ; *M. A. Hock 525*, G ; *S. Kurz 369*, HBG ; E Himalaya : *C. B. Clarke 42177B*, G ; *Griffith 2695*, P ; E Bengale : *Griffith 2682*, W.

var. **simplex** H. L. Li

Sargentia 2 : 62 (1942) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipub. Popul. Sin. 54 : 131 (1978) ; Feng & Y. R. Li, Fl. Yun. 2 : 474 (1979).

Cette variété se distingue de la précédente par les axes secondaires de l'inflorescence généralement plus courts (4-7 cm), portant chacun une seule ombelle terminale (pseudo-grappe avec cicatrices bractéales).

Type : *C. W. Wang 75889*, Chine, Yunnan, Che-li (holo-, AA).

Variété localisée au S et SE de la Chine et au N Viêt-Nam.

Matériel étudié : Chine : Yunnan : *A. Henry 12402*, E, K ; *12644*, *12644B*, E ; *12644C*, K ; *13448*, E, K. — Viêt-Nam : Lai Chau : *Poilane 25774*, P.

11. **Macropanax concinnus** Miquel

Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 1 : 220 (1864) ; Viguier, *in* Lecomte, Fl. Gén. Indoch. 2 : 1165 (1923), *p.p.*

Arbre ou arbrisseau à rameaux glabres, distinctement lenticellés. Pétiole long de 8-20 cm, grêle ; pétiolule long de 1-3 cm. Folioles 5, rarement 3, papyracées, elliptiques-lancéolées ou lancéolées, de 5-15 × 2-5 cm, acuminées au sommet, cunéiformes à la base, entières ; nervures secondaires 4-6 paires, distinctes sur les 2 faces ; nervures tertiaires peu visibles en dessous.

Inflorescences en grappes d'ombelles longues de 18-22 cm, densément pailletées ; axes secondaires (= pédoncules) non ramifiés, portant chacun une seule ombelle, d'environ 2 cm de diamètre ; pédoncules de 2-5 cm ; pédicelles de 1 cm env. ; calice à 5 denticules de 2 mm env. Pétales 5, longs de 2,5 mm. Étamines 5. Ovaire biloculaire ; styles soudés.

Fruits (non mûrs) ellipsoïdes, longs de 6 mm env.

Type : *De Vriese s.n.*, Java (holo-, L).

Espèce localisée à Java, vers 400-500 m d'altitude.

Matériel étudié : Java : s. loc. *De Vriese s.n.*, L ; *Koorders 23791B*, P.



Pl. 3. — **Macropanax schmidii** Shang : **1**, portion de rameau avec inflorescence × 1/2 ; **2**, jeune fleur × 5 ; **3**, fleur épanouie × 5 ; **4**, fleur sans pétales × 5. (*Schmid s.n.*, sept. 1962).

REMARQUE : En 1923, VIGUIER a rattaché cette espèce à *M. undulatus* Seemann. L'examen des types de ces deux taxons conduit à leur séparation comme espèces distinctes, les inflorescences en particulier étant nettement différentes dans chacun d'eux (voir clé).

12. **Macropanax schmidii** Shang, *sp. nov.* — Pl. 3.

Arbor ad 10 m alta (e collectore). Petioli 4-15 cm longi ; petioluli 0,4-3 cm longi ; foliola 5, raro 3, chartacea, rhombico-elliptica, 4-12 cm longa, 1,5-6 cm lata, margine integra ; nervis lateralibus utrinsecus 3-5. Inflorescentia terminalis, ca. 7 cm longa, umbellis in racemo dispositis, congestis ; peduncularis gracilibus, ca. 1 cm longis, pedicellis ca. 8 mm longis ; flores 4 mm diam. ; calycis tubus 2 mm longus ; petala (5) 6, 2 mm longa ; stamina (5) 6, filamentis gracilibus, 3,5 mm longis. Fructus ignotus.

Arbre de 10 m (d'après le collecteur), à rameaux glabres, lenticellés. Pétiole long de 4-15 cm ; pétiolule long de 0,4-3 cm. Folioles 5, rarement 3, papyracées, rhombo-elliptiques, de 4-12 × 1,5-6 cm, acuminées au sommet, atténuées à la base, entières, glabres sur les 2 faces ; nervures secondaires 3-5 paires, visibles sur les 2 faces ; nervures tertiaires visibles en dessus, presque invisibles en dessous.

Inflorescence en grappes d'ombelles, longue de 7 cm env., à bractées largement ovales, caduques, longues de 3-4 mm ; axes secondaires (= pédoncules) portant une seule ombelle et densément groupés ; ombelles de 1,5 cm de diamètre ; pédoncules grêles, longs de 1 cm ; pédicelles longs de 0,8 cm ; fleurs larges de 4 mm, calice (5) 6-denticulé, à tube long de 2 mm ; pétales (5) 6, longs de 2 mm. Étamines (5) 6, à filets grêles longs de 3,5 mm. Ovaire biloculaire ; styles soudés.

Fruits inconnus.

TYPE : *Schmid s.n.* (sept. 1962), Viêt-Nam, Lâm Dông, env. de Dalat (holo-, P). Seul matériel connu.

Espèce voisine de *M. undulatus* dont elle se distingue facilement par les folioles rhombo-elliptiques, par les inflorescences très denses et les pédoncules grêles plus courts (1 cm env.).

Espèce localisée dans le S Viêt-Nam, vers 1000-1200 m d'altitude.

13. **Macropanax membranifolius** Shang, *sp. nov.* — Pl. 2.

Arbor ca. 6 m alta. Petioli 3-15 cm longi, graciles ; petioluli 0,4-3 cm longi. Foliola 3, membranacea, elliptico-lanceolata vel elliptica, 5-14 cm longa, 2,5-5,5 cm lata, integra, nervis lateralibus 4-7. Panicula terminalis, 8-14 cm longa, glabra, leviter ramentacea, umbellis pluribus racemose dispositis ; pedunculis 2-4 cm longis, apice intumescentibus ; pedicellis 5-9 mm longis. Flores ca. 5 mm diam., calyx 5-denticulatus, petala 5, ca. 2 mm longa. Stamina 5 ; ovarium 2 (3)-loculare. Fructus ignotus.

Petit arbre de 6 m, à rameaux glabres, lenticellés. Pétiole long de 3-15 cm, grêle ; pétiolule long de 0,4-3 cm. Folioles 3, membraneuses, elliptiques-lancéolées ou elliptiques, de 5-14 × 2,5-5,5 cm, acuminées au sommet, cunéiformes à la base, entières, glabres sur les 2 faces ; nervures secondaires 4-7 paires, distinctes ; nervures tertiaires invisibles.

Inflorescence longue de 8-14 cm, glabre ou un peu pailletée, à plusieurs ombelles groupées en pseudo-grappe, une seule par axe secondaire, chacune de 2 cm de diamètre env. ; pédoncules longs de 2-4 cm, dilatés au sommet ; pédicelles de 0,5-0,9 cm. Fleurs larges de 5 mm env. ; calice à 5 dents, à tube long de 1,5 mm ; pétales 5, longs de 2 mm. Étamines 5, à filets longs de 3 mm. Ovaire 2 (3)-loculaire ; styles soudés.

Fruits inconnus.

Type : *Pételot 6991* (holo-, P).

Espèce proche de *M. sessilis* dont elle se distingue par les folioles membraneuses (plus minces), acuminées non caudées au sommet, nettement pétiolulées (folioles latérales) et par les fleurs plus petites.

Espèce localisée dans le N Viêt-Nam, à basse altitude (< 800 m).

Matériel étudié : Viêt-Nam : Ha Son Binh, entre Hoa Binh et Vu Ban : *Pételot 6985, 6991*, P.

ESPÈCES EXCLUES

1. *Macropanax glomerulatum* Miq., Fl. Ind. Bat. 1 (1) : 764 (1855) = **Brassaiopsis glomerulata** (Bl.) Regel, Gartenfl. 12 : 275, *tab. 411* (1863).

2. *Macropanax cyrtostylum* Miq., Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 1 : 13 (1864) = **Brassaiopsis cyrtostyla** (Miq.) Seemann, J. Bot. 2 : 294 (1864).

Remerciements : Grâce aux prêts aimablement consentis par les responsables de divers Herbiers (E, FI, G, K, L, O, W), j'ai pu disposer d'un abondant matériel et en particulier des échantillons types.

Dans l'étude et la mise au point de cette révision, j'ai aussi bénéficié d'aides précieuses et efficaces. Mr. le Professeur Leroy, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie, m'a constamment encouragé ; Dr. J. E. Vidal a orienté mes travaux et m'a aidé à résoudre divers problèmes, ainsi d'ailleurs que Mme Vidal pour la répartition géographique des espèces indochinoises et la cartographie. Que tous ceux qui m'ont aidé trouvent ici l'expression de mes plus vifs remerciements.

INDEX DES NOMS SCIENTIFIQUES

Les chiffres ou nombres renvoient au numéro de l'espèce dans le texte. Les nouveautés sont en **caractères gras** ; les synonymes sont en *italique*.

Acanthopanax Miq.
baviensis Viguier 9
rosthornii Viguier 8
Aralia L.
calyculata Zoll. & Moritzi.............. 1
disperma Blume........................ 1
Brassaiopsis Decne. & Planchon
cyrtostyla (Miq.) Seemann.. esp. excl. 2
glomerulata (Bl.) Regel ..... esp. excl. 1
Hedera L.
disperma A. DC.................... 1

serrata Wallich........................ 1
undulata Wallich...................... 10

Heptapleurum Gaertner
esquirolii Léveillé...................... 8

Macropanax Miq.
baviensis (Viguier) Shang............. 9
chienii Hoo........................ 2
concinnum auct...................... 10
concinnus Miq........................ 11
cyrtostylum Miq............. esp. excl. 2
decandrus Hoo........................ 6
dispermus (Blume) kuntze............. 1
var. dispermus...................... 1
var. **integer** Shang................. 1
floribundum Miq..................... 1
glomerulatum Miq........... esp. excl. 1
membranifolius Shang................ 13
oreophilum Miq........................ 1
var. β Miq.......................... 1
parviflorus Hoo & Tseng.............. 10
paucinervis Shang...................... 3
rosthornii (Harms ex Diels) C. Y. Wu ex Hoo............................ 8
schmidii Shang....................... 12
serratifolius Feng & Y. R. Li........... 1
sessilis Shang........................ 7
simplicifolius Shang.................. 5
undulatus Seemann 10
var. undulatus...................... 10
var. simplex H. L. Li............... 10
vidalii Shang......................... 4

Nothopanax Miq.
rosthornii Harms ex Diels............. 8

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, no 1 : 53-62.

Les formations herbeuses dans la classification phytogéographique de Fosberg

B. Descoings

Résumé : En se plaçant dans l'optique de l'analyse structurale de la végétation, l'auteur étudie rapidement la composition de la classification de Fosberg. Deux tableaux montrent les critères employés pour les définitions des unités de végétation. Ils font apparaître l'hétérogénéité des définitions et le manque de symétrie de la construction. Ces défauts sont détaillés dans l'analyse de la partie de la classification qui concerne les formations herbeuses. La nomenclature est également discutée. L'exposé des difficultés d'utilisation de la classification conduit à constater la mauvaise adaptation à la définition et à la distinction des formations herbeuses.

Summary : In reference to the structure of vegetation, the author gives a brief analysis of the organization of Fosberg's classification. Two tables show the criteria used to the definition of vegetation units. It appears the heterogeneity of these definitions and the lack of real symmetry of the building. The part of classification concerning herbaceous formations is specially studied. The nomenclature is also discussed. The difficulties of the classification indicate that it is badly adapted to the definition and to the distinction of herbaceous formations.

Bernard Descoings, C.N.R.S., Centre d'Études Phytosociologiques et Écologiques Louis Emberger, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex, France.

Dans l'étude que nous poursuivons sur la définition et la classification des formations herbeuses par la structure de la végétation, nous sommes amené à examiner dans quelques-unes des principales classifications phytogéographiques, la place réservée aux formations herbeuses.

Après deux notes sur la classification de Yangambi (Descoings, 1973, 1975) nous considérerons ici la classification de Fosberg (1967) qui représente l'un des derniers et très remarquables efforts pour élaborer un cadre général permettant la détermination, la classification et la dénomination des types de végétation du globe.

En nous plaçant dans l'optique particulière de l'analyse structurale de la végétation, notre propos sera, après un rapide examen du mode de construction de la classification elle-même, d'analyser la manière dont les formations herbeuses y sont conçues, classées et dénommées.

I. COMPOSITION DE LA CLASSIFICATION

La classification comporte 5 niveaux de subdivisions, correspondant successivement aux « groupes structuraux primaires », aux « classes de formations », aux « groupes de formations », aux « formations » et aux « sous-formations ».

1. Les Tableaux 1 et 2 montrent, assez schématiquement, l'organisation de la classification, la nature des critères retenus et la traduction de ces critères en termes de structure. Au premier niveau, celui des groupes structuraux primaires, le critère retenu est structural (recouvrement des couronnes) et comporte trois degrés, non exactement précisés, et qui correspondent, selon Ambroise (1972), aux valeurs suivantes :

— végétation fermée : recouvrement de 80 % à 100 % ;

— végétation ouverte : recouvrement de 20 % à 80 % ;

— végétation très ouverte ou désert : recouvrement de 0 % à 20 %.

Au second niveau de la classification, celui des classes de formations, les critères retenus sont nombreux, la plupart structuraux, quelques-uns écologiques ou taxinomiques. Aucune hiérarchie n'intervient dans ces critères, que l'on retrouve diversement groupés, pour établir les brèves définitions des classes, lesquelles ne sont d'ailleurs pas toutes définies. Ce procédé détermine une grande hétérogénéité dans la nature et les limites des classes, qui, quoique au même niveau de subdivision, ne sont plus réellement homologues et ne sont plus du tout comparables.

La terminologie adoptée traduit quelque peu cet état de fait et l'on note, complétés par différents qualificatifs, les termes nomenclaturaux suivants :

— désert (groupe structural primaire 1) ;

— steppe, prairie (groupe 2) ;

— forêt, scrub, savane, herbe, bryoïdes, prairie (groupe 3).

Au troisième niveau de la classification s'établit une heureuse et très simple symétrie sous forme de dichotomie : sempervirent/caducifolié ou saisonnier (herbacé). Le critère, d'ordre biologique, employé ici s'applique d'abord aux ligneux, et seulement aux plantes herbacées lorsque les ligneux sont absents.

Les deux derniers niveaux (formations et sous-formations) font appel à une longue série de critères très variés, dont très peu sont d'ordre structural. Il s'en suit une extrême hétérogénéité dans la définition des unités de végétation et la quasi-impossibilité de les comparer.

2. L'examen des tableaux et du détail de la classification appelle quelques remarques d'ordre général.

La classification est essentiellement basée sur la présence, la nature et les caractéristiques des ligneux (anatomie, phénologie, écologie, structure), même en ce qui concerne les formations herbacées et les formations herbeuses dont le peuplement graminoïde est à peine cité.

TABLEAU 1

Critères de définition des unités supérieures de végétation dans la classification de Fosberg

Niveau de subdivision	Unités de végétation et nombre	Critères de définition (regroupés)	Nature des critères	Expression structurale des critères
1	Groupes structuraux primaires = 3	distance entre les plantes	structural	Recouvrement des couronnes
2	Classes de formations	- plantes flottantes, plantes submergées,	écologique	-
	= 17 pour le groupe 1	- formations à bryoïdes,	taxinomique	-
		- végétation à plantes graminoïdes prédominantes,	structural	Type biomorphologique supérieur (plantes graminoïdes)
	= 10 pour le groupe 2	- taille des plantes herbacées, de la strate ligneuse supérieure, de la strate inférieure,	structural	Taille du peuplement ligneux, du tapis herbacé, d'une strate
		- présence d'une strate ligneuse particulière, d'une strate inférieure fermée ligneuse ou non,	structural	Stratification
	= 4 pour le groupe 3	- densité d'une strate particulière	structural	Densité en ce qui concerne le peuplement ligneux, recouvrement en ce qui concerne le tapis herbacé ou le peuplement graminoïde

TABLEAU 2

Critères de définition des unités moyennes et inférieures de végétation dans la classification de Fosberg

Niveau de subdivision	Unités de végétation et nombre	Critères de définition (regroupés)	Nature des critères	Expression structurale des critères
3	Groupes de formations = 2 par classe	- sempervirent (ligneux, herbacées), caducifolié (ligneux), saisonnier (herbacées terrestres)	biologique phénologique	-
		- formations de bryophytes ou de lichens	taxinomique	-
4	Formations = 1 à 7 par groupe	- texture des feuilles, dureté du bois,	anatomique	-
		- taille des feuilles, présence d'épines,	morphologique	-
		- types écologiques des plantes, présence dans des lieux humides,	écologique	-
		- dominance de lichens, de bryophytes,	taxinomique	-
		- durée du cycle de vie,	biologique	-
		- nombre de strates,	structural	stratification
		- nature des herbes à feuilles larges,	taxinomique	-
		- types morphologiques	structural et morphologique	type morphologique
5	Sous-formations = 0 à 3 par formation	- les mêmes que pour le niveau 4		

Ce choix a pour conséquence, en particulier, la dilution du type de végétation « formation herbeuse » dans tout l'ensemble de la classification et la méconnaissance de ses caractéristiques marquantes.

Dans son exposé des principes, FOSBERG insiste sur l'intérêt des critères physionomiques et opère une très juste distinction entre ce qu'il appelle la physionomie, au sens strict, la structure et la fonction. Nous ne pouvons que le suivre sur ce point. Mais dans la pratique, on constate que sa classification fait appel à des critères de tous ordres : anatomiques, morphologiques, taxinomiques, écologiques et structuraux, sans qu'aucune hiérarchie dans les valeurs discriminantes de ces divers caractères ne paraisse avoir été préalablement établie.

Les critères structuraux retenus sont classiques : stratification (existence de telle ou telle strate), recouvrement (de différentes strates), taille (des strates), densité (des ligneux). Le critère des types morphologiques des plantes serait très intéressant s'il était mieux compris, mais il rassemble en fait des éléments disparates (graminoïde, bambou, en coussinet, succulente, thalliforme). Celui qui se réfère aux feuilles des ligneux (taille et texture) mériterait d'être retenu et peut-être amélioré. Les tailles choisies pour séparer les différentes unités peuvent être discutées (1 m pour savanes hautes et basses, 5 m pour la végétation forestière, etc.), mais un certain arbitraire demeure inéluctable lorsqu'il s'agit de délimiter des valeurs de paramètres.

3. Les deux points qui paraissent les plus contestables sont, certainement, l'organisation même de la classification, et la nomenclature. L'utilisation de critères très variés, l'absence de hiérarchie de ces critères, déterminent une grande hétérogénéité dans les définitions des unités de végétation. Mais l'absence de symétrie réelle dans la construction des clés accentue considérablement cette hétérogénéité, provoque des chevauchements et crée des lacunes. Ainsi les 3 groupes structuraux primaires comprennent le premier 17 classes, le second 10 classes, et le dernier 4 classes. A l'intérieur des classes, se retrouve une rigoureuse symétrie avec 2 groupes de formations par classes. Par contre le nombre de formations par groupe varie de 1 à 7. En définitive, cette classification représente non pas une construction rigoureuse et parfaitement symétrique, mais le regroupement diversement ordonné des unités de végétation connues.

La nomenclature adoptée prête, elle aussi, sérieusement à discussion. Tout d'abord, parce que, de par le mode de construction de la classification, tous les termes des classes de formation se trouvent définis en premier lieu par un taux de recouvrement. Or, si ce caractère structural présente une utilité évidente, il n'est certainement pas le meilleur pour qualifier les grandes unités de végétation. D'autre part, la valeur des termes varie beaucoup. Toutes les végétations à faible recouvrement sont des déserts, terme en lui-même très contestable. Toutes les végétations à recouvrement moyen sont des steppes (sauf les formations aquatiques), ce qui permet d'avoir des « steppes-forêts ». Par contre, les végétations fermées se répartissent six qualificatifs. Le résultat consiste pratiquement en la création d'une synonymie très confuse avec d'autres classifications ou par rapport à l'acception courante de certains termes.

II. LES FORMATIONS HERBEUSES

Dans le sens où nous entendons ce type de végétation (Descoings, 1971), les formations herbeuses ne représentent pas un groupe de formations ou de classes particulier dans la classification de Fosberg.

1. Sauf pour deux classes (1 L, 1 M), formations herbacées et formations herbeuses restent imprécises et mélangées sous les termes de « grass » ou « herbaceous végétation ». En effet « grass » peut signifier aussi bien plante herbacée d'une manière très générale, que plante graminéenne plus particulièrement. Nous traduisons ce terme par « herbe » pour conserver cette équivoque, car les auteurs anglo-saxons, pour les plantes que nous appelons graminoïdes, savent préciser par le terme « graminoïds ».

Par ailleurs, les définitions données par Fosberg manquent par moment de rigueur dans le choix des termes, ce qui accroît les risques de confusion. De sorte que, au total, les formations herbeuses, *sensu stricto*, apparaissent ou peuvent exister dans 10 classes différentes.

On peut constater sur le Tableau 3 l'hétérogénéité des définitions, qui ne sont pas toujours entièrement comparables, qui surtout offrent le risque de chevauchements, et dont l'ensemble ne possède pas de symétrie évidente. Le Tableau 4 reprend sous une autre forme les données du Tableau 3 et permet de mieux apprécier la composition de la classification des formations herbacées/herbeuses. L'hétérogénéité et le manque de symétrie deviennent évidents : la taille du tapis herbacé n'est pas mentionnée dans toutes les classes, les « graminoïdes » ne sont précisées que pour les classes du groupe structural 1, les ligneux disposent de 3 possibilités dans le groupe 2 et seulement de deux possibilités dans le groupe 1. Dans le groupe 1 il n'y a pas de distinction dans la taille du tapis herbacé lorsque les ligneux font moins de 5 m, etc. La ligne directrice de la construction paraît être de détailler d'autant moins la végétation que son recouvrement est plus faible. La conséquence immédiate est l'impossibilité de comparer valablement les classes, car le seul dénominateur commun de comparaison se retrouve à l'origine de la classification (le recouvrement).

Les incertitudes fréquentes, quant à la nature du tapis herbacé, parfois à dominance de graminoïdes, ou comportant à la fois des herbes (sans doute entièrement ou partiellement graminoïdes) et d'autres herbacées, ou encore sans aucune précision, ajoutent un autre facteur de difficultés que le Tableau 4 ne fait pas apparaître entièrement.

Au total, les formations herbeuses sont noyées dans un ensemble qu'elles dominent pourtant, comme en témoignent les exemples cités au niveau de la sous-formation.

En dehors des classes indiquées, quelques formations herbeuses particulières peuvent se retrouver dans d'autres classes, c'est le cas des bambusaies citées dans la steppe-forêt.

2. La nomenclature des classes qui nous intéressent demande qu'on s'y arrête quelque peu, car elle tranche complètement sur les conceptions les plus courantes, en donnant à des termes classiques, sinon bien définis, un contenu assez inhabituel (Tableau 3 et 4).

Ainsi, la savane correspond à une formation à tapis herbacé de 80 à 100 % de recouvrement et pourvue d'un peuplement ligneux. Cette définition, par les limites étroites du recouvrement, restreint considérablement l'emploi du terme savane, et de très nom-

TABLEAU 3

Définition des classes de formations herbacées/herbeuses
dans la classification de Fosberg (extrait)

Numérotation	Nomenclature	Définition
1 I	savane haute tall savanna	- herbes (grass) ou autre végétation herbacée, de 1 m ou plus de haut - ligneux (supérieurs à 5 m) dispersés
1 J	savane basse low savanna	- végétation herbacée de moins de 1 m de haut - ligneux (supérieurs à 5 m) dispersés
1 K	savane à ligneux bas shrub savanna	- herbes ou autre végétation herbacée fermée - ligneux (inférieurs à 5 m) dispersés
1 L	herbes hautes tall grass	- végétation herbacée fermée dépassant 1 m de haut, plantes graminoïdes dominantes
1 M	herbes basses short grass	- végétation herbacée fermée, inférieure à 1 m de haut, plantes graminoïdes dominantes
2 D	steppe savane steppe savanna	- steppe à ligneux (supérieurs à 5 m) dispersés
2 E	steppe savane à ligneux bas shrub steppe savanna	pas de définition (ligneux inférieurs à 5 m)
2 F	steppe savane à ligneux très bas dwarf shrub steppe savanna	pas de définition (ligneux inférieurs à 0,5 m)
2 G	steppe steppe	- végétation herbacée ouverte, touffes ou plantes discontinues, encore assez denses pour dominer le paysage
3 C	désert herbeux desert herb vegetation	- plantes herbacées dispersées seules présentes

TABLEAU 4

Clé des classes de formations herbacées/herbeuses dans la classification de Fosberg

Groupe structural primaire numéro	Recouvrement total de la végétation	Taille du tapis herbacé	Composition du tapis herbacé (1)	Taille des ligneux	Nomenclature
1	100 - 80 %	> 1 m	H	> 5 m = 1 I	savane haute
			G = 1 L		herbe haute
		< 1 m	V	> 5 m = 1 J	savane basse
			G = 1 M		herbe basse
			H	< 5 m = 1 K	savane à ligneux bas
2	80 - 20 %		V	> 5 m = 2 D	steppe - savane
				< 5 m = 2 E	steppe savane à ligneux bas
				< 0,5 m = 2 F	steppe savane à ligneux très bas
			V = 2 G		steppe
3	20 - 0 %		V = 3 C		désert herbeux

(1) Signification des lettres : H = herbacée/herbeux (grass herbaceous vegetation)
G = graminoïde (predominantly graminoïd)
V = végétation herbacée, sans précision (herbaceous vegetation)

breuses formations herbeuses guinéennes devraient être qualifiées de steppes. Quant aux formations herbeuses fermées dépourvues de ligneux, le terme bien contestable de « herbe » leur échoit, qui peut être considéré dans cette acception comme synonyme de « pseudo-steppe ».

La steppe se définit par un recouvrement moyen, ce qui rejoint vers les recouvrements faibles une conception très usuelle, encore que discutable, de ce terme. Par contre, reprendre savane comme qualificatif pour indiquer la présence d'un peuplement ligneux, alors que la caractéristique première de la savane est un fort recouvrement (corrélatif il est vrai de la présence de ligneux) ne paraît pas logique.

Quant au désert, enfin, l'usage le charge d'une implication climatique tellement courante, que l'intérêt de le reprendre pour désigner une unité fondamentale de végétation nous échappe réellement. Il est bien évident que la nomenclature des types de végétation nécessite un effort de remise en ordre, mais nous ne pensons pas que la voie choisie par Fosberg participe à une clarification du problème.

3. Au niveau des groupes de formations nous avons vu que les subdivisions, simples et symétriques, consistent en une alternative. Chaque fois qu'un peuplement ligneux existe, la primauté lui est laissée et le choix demeure entre (ligneux) sempervirent et (ligneux) caducifolié. En cas d'absence de peuplement ligneux, les termes sempervirent et saisonnier s'adressent évidemment au tapis herbacé. Mais le qualificatif saisonnier est pris dans le sens précis de « brunissant en saison sèche ou en hiver, souvent brûlé » et n'a aucun rapport avec le type biologique (annuel ou perenne) des constituants herbacés ou graminoïdes de la formation. De ce fait, il est mal approprié aux formations herbeuses à thérophytes dominants.

Au niveau des formations, interviennent en mélange des caractères morphologiques comme la dimension relative des feuilles (mégaphylle, microphylle, à feuilles larges, à feuilles étroites), des caractères à la fois anatomiques et écologiques (orthophylle, sclérophylle, mésophylle) et des caractères écologiques (marécageux, à touradons). Les critères anatomiques et écologiques nous paraissent bien trop éloignés des caractères structuraux de la végétation pour devoir être retenus dans une classification à petite échelle. Et les caractères morphologiques qui, eux, se rapprocheraient davantage de la structure, paraissent, tels qu'ils sont définis, assez difficiles à utiliser pratiquement pour les plantes graminoïdes.

4. Les formations herbeuses prises dans le sens strict où nous l'entendons constituent, à la surface du globe, la plus grande part, en superficie, des formations végétales herbacées. Elles représentent ainsi une unité majeure de végétation de même importance relative que les formations ligneuses.

Le caractère plus marquant, sur le plan physionomique, des plantes ligneuses amène généralement les phytogéographes, lorsqu'ils traitent des formations herbacées en général, à considérer en tout premier lieu les caractéristiques du peuplement ligneux. Et les formations herbeuses se retrouvent ainsi mal définies, et plus ou moins écartelées entre divers types de formations forestières et ligneuses.

C'est ce que l'on constate, à un certain degré, dans la classification de Fosberg qui, très visiblement, ne conçoit pas la distinction structurale fondamentale existant entre les formations herbeuses, à base de plantes graminoïdes et les « forb formations » (selon

la définition de Küchler, 1967) formations herbacées *sensu stricto*, à base d'herbacées non graminoïdes.

Par ailleurs, l'option prise pour le critère distinctif des groupes structuraux majeurs et le mode non rationalisé de construction de la classification font que celle-ci nous paraît, en conclusion, mal adaptée à la définition et à la distinction des formations herbeuses. Les fortes réserves qui sont à faire au sujet de la nomenclature confirment ce point de vue.

BIBLIOGRAPHIE

Ambroise, B., 1972. — *Contribution aux classifications de la végétation. Classification « ouverte » et classifications spécialisées.* Rapp. stage D.E.A. Écologie, Montpellier, 22 p., 1 tabl.

Descoings, B., 1971. — Méthode de description des formations herbeuses intertropicales par la structure de la végétation. *Candollea* 26 : 223-257, 8 pl., 1 fig.

Descoings, B., 1973. — Les formations herbeuses africaines et les définitions de Yangambi considérées sous l'angle de la structure de la végétation. *Adansonia*, sér. 2, 13 : 391-421, 1 pl., 16 fig.

Descoings, B., 1976. — Pour une conception structurale et ouverte des classifications phytogéographiques. *Adansonia*, sér. 2, 16 : 93-105, 1 tabl.

Descoings, B., 1976. — *Approche des formations herbeuses tropicales par la structure de la végétation.* Montpellier, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Thèse doct. État, 221 p., 44 fig., 16 tabl.

Descoings, B., 1978. — Les formations herbeuses dans la classification phytogéographique de Yangambi. *Adansonia*, sér. 2, 18 : 243-256, 1 pl., 3 fig.

Descoings, B., 1979. — Les formations herbeuses dans la classification phytogéographique de l'UNESCO. *Adansonia*, sér. 2, 19 : 231-247, 5 tabl.

Fosberg, F. R., 1967. — *A classification of vegetation for general purposes*, *in* G. F. Peterken, Guide to the check sheet for I.B.P. Areas : 73-120, fig. 2.

Küchler, A. W., 1967. — *Vegetation mapping.* Ronald Press and Co., New-York, 472 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 63-92.

Évolution de la végétation de la Soufrière de Guadeloupe depuis les éruptions de 1976-77 par l'étude de la répartition d'espèces indicatrices

C. Sastre, R. Baudoin & J. Portecop

Résumé : Après une description du dôme et de ses formations végétales, les auteurs étudient l'impact du volcanisme de 1976-77 sur la végétation de la Soufrière en fonction des divers phénomènes éruptifs. La description puis l'analyse statistique des cartes de répartition sur le dôme de 14 espèces indicatrices dont la sélection est discutée, permettent de dresser une carte de l'état de la végétation en 1981. Sa comparaison avec la carte des dégâts post-éruptifs met en évidence différents processus de colonisation du tapis végétal.

Summary : After describing La Soufrière and its plant communities, the authors assess the impact of the various components of the 1976-77 eruption by mapping the repartition of 14 properly selected taxa. These were chosen among representatives of the successional stages, from pioneer to climax plants, in the area. Statistical analysis of maps permits location of different states of vegetation in 1981. The comparison with the map of post-eruptif damages shows various kinds of vegetation regrowth.

Claude Sastre, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Raymond Baudoin, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Jacques Portecop, Laboratoire de Biologie végétale, C.U.A.G.-U.E.R. Sciences, B.P. 592, 97167 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe.

Après les éruptions de la Soufrière de 1976-77, diverses publications (Sastre, 1978 ; Stehlé, 1979, 1980 ; Howard & *al.*, 1980) ont abordé le problème de la reprise de la végétation de ce volcan. Celles-ci, comme les observations faites après les éruptions de 1956 (Stehlé, 1958), restent limitées dans le temps. Aussi, afin de poursuivre des recherches de longues durées concernant la dynamique de la végétation sur la Soufrière, une équipe pluridisciplinaire s'est constituée et a mis en place une infrastructure pérenne d'observation. Ainsi plusieurs programmes d'étude abordant ce thème ont commencé selon deux approches complémentaires (Baudoin & al., sous presse). L'une correspond à des études fines mais localisées le long de transects traversant les zones différemment dégradées par le volcanisme de 1976-77. L'autre, plus globale, est basée sur la distribution de plusieurs espèces sur l'ensemble du dôme. Les résultats obtenus par notre équipe seront publiés au fur et à mesure de leur avancement et sous la signature des membres concernés.

Dans ce travail, après une description physique de la Soufrière, de sa végétation et

des dégâts provoqués par les éruptions de 1976-77, nous allons étudier les modifications des répartitions de 14 espèces indicatrices selon un système de mailles carrées. Il nous sera possible de suivre l'évolution de la régénération de la végétation sur ce volcan selon deux méthodes. L'une, rapide, en analysant seulement les variations quantitatives, met en évidence les zones où la colonisation est active et distingue les secteurs à végétation en équilibre de ceux où elle ne l'est pas. L'autre, en traitant les répartitions de chaque espèce, fournit un véritable état de la végétation.

LA SOUFRIÈRE

Description physique

Située au Sud de la Basse-Terre (Guadeloupe *s.s.*), la Soufrière est le seul volcan en activité d'un ensemble volcanique auquel elle a donné son nom (Pl. 1). Ce massif se place sur l'Arc des Petites Antilles qui compte actuellement 17 volcans actifs dont trois sous-marins (Robson & Tomblin, 1966). Parmi les plus connus, citons la Soufrière de St. Vincent entrée en éruption en 1978 et la Montagne Pelée (Martinique) qui détruisit St. Pierre en 1902.

La Soufrière de Guadeloupe se présente (Pl. 2) comme un cône vertical et tronqué dont la partie supérieure, globalement horizontale, de 400 m de diamètre culmine à 1467 m (lieu dit la Grande Découverte) et domine de 300 m une base de 3 km environ de circonférence. Ce cône se dresse au milieu d'une enceinte circulaire aujourd'hui discontinue, ancienne caldeira marquée par des reliefs importants tels que le Morne Amic au NW, le Piton Tarade au SW et le Morne Mitan au SE.

Par les discontinuités, les eaux pluviales s'écoulent donnant naissance à plusieurs rivières : Ravine Amic et Ravine Marchand à l'Ouest, le Carbet au Nord-Est et le Galion au Sud.

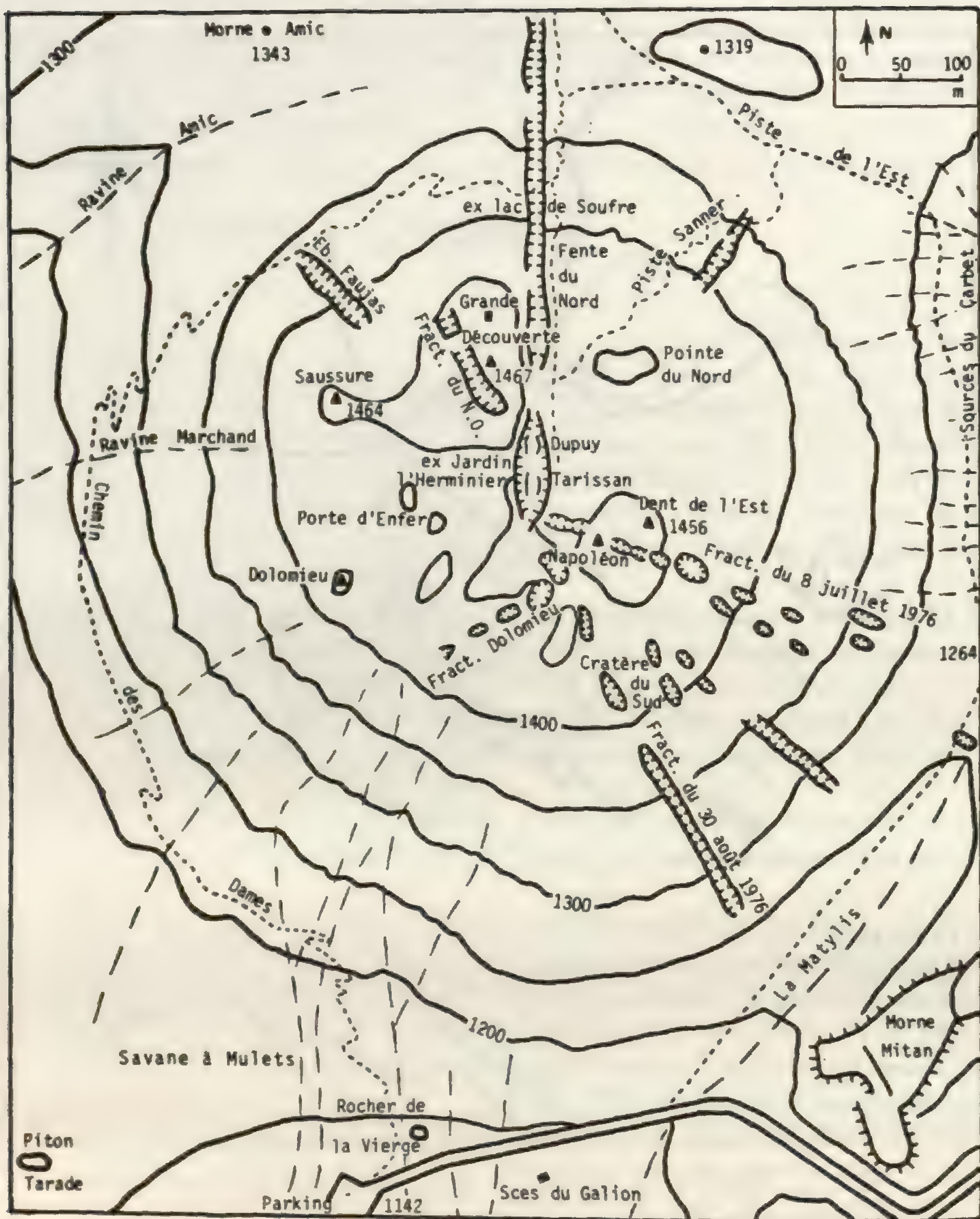
Le dôme, aux flancs raides, dont les derniers éléments auraient été mis en place en 1550 (Paterne, 1980), année de la dernière éruption magmatique de La Soufrière, est constitué d'une masse d'andésite recouverte par des blocs pyroclastiques de grosseur variable, sauf au niveau des aiguilles de laves (Dolomieu, Saussure) qui se dressent sur le plateau.

Une ligne diamétrale de fractures (fente du Nord, Goufres Dupuy et Tarissan), orientée Nord-Sud, partage profondément le volcan en deux. Mais en fait, l'orientation des autres fractures : Éboulement Faujas daté de 1798, Fracture du Nord-Ouest ouverte en 1798, Fracture de 1956 (ou de juillet 1976), Fractures d'août et de septembre 1976, fracture sèche de la Ravine Marchand montre que le dôme est le siège de fractures rayonnantes (Feuillard, 1981).

D'après Jolivet (1958), l'activité volcanique se déplace du NW vers le SE ; ainsi lors des manifestations de 1956 et de 1976-77, la partie nord n'a connu que quelques phénomènes fumerolliens au niveau de la Fente du Nord, tandis que la partie centrale (Goufres Dupuy et Tarissan) et sud-est (fractures nouvelles diverses) ont été le siège des phénomènes volcaniques les plus violents.



Pl. 1. — Massif de la Soufrière et principaux sommets environnants.



Pl. 2. — Carte topographique du dôme de la Soufrière.

VÉGÉTATION

Elle fait partie d'un ensemble altitudinal appartenant, selon PORTECOP (1978), à l'étage tropical de montagne qui recouvre les plus hauts sommets antillais. Il apparaît généralement à 1000 m, parfois plus bas dans les endroits où les vents peuvent exercer leur action.

Ce type de végétation se développe dans des conditions climatiques et édaphiques particulières : forte nébulosité, pluviométrie importante (env. 10 m par an au sommet de la Soufrière), température relativement basse (8-23° C), vents importants, présence d'un andosol formé par l'altération des pyroclastes andésitiques.

Malgré l'ambiance hydrique très marquée, certaines espèces (*Pitcairnia bifrons* à feuilles épineuses, *Gaultheria swartzii* à feuilles charnues) présentent des caractères d'adaptation à la sécheresse dus, semble-t-il, aux conditions climatiques extrêmes. SCHIMPER (1890), dans le cadre de sa théorie de la « sécheresse physiologique » considère que de nombreuses espèces vivant en zone volcanique sont des xérophytes.

Les formations végétales altitudinales se caractérisent par une végétation arbustive (appelée sylve rabougrie par STEHLÉ en 1935) de 3-5 m de hauteur à laquelle succèdent vers les sommets des formations rases à très rases selon l'exposition aux vents ; ces dernières contenant de nombreuses Bryophytes et Lycopodiacées.

On y trouve des espèces de la forêt hygrophile nanifiées (*Richeria grandis*, *Cyrilla racemiflora*), des épiphytes de la forêt croissant directement sur le sol (*Psychotria guadalupensis*, *Peperomia tenella*) et des espèces caractéristiques (*Clusia mangle*, *Guzmania plumieri*).

Suivant les conditions édapho-climatiques, les groupements végétaux de la Soufrière se répartissent ainsi :

— Des Bains Jaunes à la Savane à Mulets (1000-1200 m) : forêt de transition entre l'étage supérieur de la forêt hygrophile et les formations altitudinales. Nous y trouvons simultanément *Podocarpus coriaceus*, espèce forestière, *Inga martinicensis*, espèce caractéristique et *Clusia mangle*, espèce altitudinale.

— A partir de la Savane à Mulets jusqu'à une altitude de 1300 m dans les parties sous le vent : formations arbustives à *Clusia mangle* (*Clusietum* de STEHLÉ, 1935), relayées au dessus de 1300 m et dans des zones plus ventées par *Didymopanax attenuatus*.

— Dans les secteurs au vent : dominance des Broméliacées selon deux formations, l'une à *Guzmania plumieri*, l'autre à *Pitcairnia bifrons* ; la dernière plus caractéristique de zones rocheuses ou/et à très forte pente (y compris des falaises) et dans les zones à fumerolles.

— Sur le plateau : dominance des formations muscinales (*Sphagnetum* de STEHLÉ, 1935) avec des nuances selon l'exposition aux vents, les pentes et les possibilités d'accumulation d'eau suivant les replats et cuvettes naturelles favorisant une végétation marécageuse à *Eleocharis*.

IMPACT DE L'ACTIVITÉ VOLCANIQUE DE 1976-77 SUR LA VÉGÉTATION

Du 8 juillet 1976 au 1er mars 1977, la Soufrière a présenté une réactivation intense des phénomènes volcaniques de surface. L'activité souterraine, ayant repris un an auparavant, fut ressentie dès le 24 mars 1976 par la population lors d'une violente secousse sismique. Cette crise, beaucoup plus importante que celle de 1956, se manifeste comme les précédentes [1] par des éruptions phréatiques causées par la libération soudaine d'une importante quantité de vapeur d'eau à pression et température élevées (200° C). En s'échappant, la vapeur arrache aux parois des fissures des matériaux rocheux (blocs et poussières) qu'elle entraîne et projette au-dessus du sol (Westercamp, 1980).

Moins spectaculaire que les éruptions magmatiques, les éruptions phréatiques sont responsables de la majorité des grandes fractures visibles du dôme. Elles mettent en œuvre des énergies considérables ; ainsi le 8 juillet 1976 lors de la réouverture de la fracture de 1956, 10^6 tonnes de poussières et 10^7 tonnes d'eau ont été émises (Le Guern & al., 1980). L'éruption du 10 octobre 1976, qui n'a duré que 15 minutes, a projeté de 5 à 10 000 tonnes de matières avec une vitesse d'éjection d'environ 200 m/s. Le mécanisme des éruptions phréatiques, qui existent aussi dans d'autres volcans, a été bien décrit par Goguel en 1977. Ces éruptions sont accompagnées d'émission de gaz toxiques souvent liée à une augmentation des activités fumerolliennes, de coulées de boues (lahars) à la suite du glissement des nouveaux dépôts et des terrains anciens.

Types de dégats

Les travaux antérieurs consacrés aux dégâts provoqués par le volcanisme à la végétation concernent surtout des éruptions magmatiques (Schnell, 1971). Dans le cas des éruptions de 1976-77, s'agissant d'éruptions phréatiques, les dommages furent différents.

Projections de blocs, jets de poussière, gaz toxiques et coulées de boue provoquèrent à la végétation divers dégâts qu'il est possible de répartir en 4 types :

1) *Broyage* : les chutes de blocs dont la masse variait entre 0,1 et 10^4 kg ont causé une destruction mécanique des parties aériennes des végétaux (défoliation, bris de branches). Sauf dans les cas extrêmes (gros blocs, ensevelissement) les plantes résistent assez bien et peuvent émettre assez rapidement des rejets, du moins, tant que leurs parties souterraines sont intactes. Les blocs se trouvent aux environs de leurs lieux d'émission particulièrement le long des fractures de juillet et août-septembre 1976. Ceci explique leur localisation sur les flancs Sud-Est où ils ont comblé la vallée de la Matylis et recouvert la végétation sur 1-2 m (Le Guern & al., 1980).

2) *Ensevelissement* : les « cendres » sous l'effet des vents dominants se sont localisées principalement dans la partie SW depuis le plateau sommital jusqu'à la Savane à Mulets et la Ravine Marchand. Suivant les régions, elles ont recouvert la végétation sur une épais-

1. 1956 décrite par Jolivet, 1836-37 décrite par Mercier.

seur pouvant atteindre plusieurs dizaines de centimètres. Sous l'effet des pluies et de la condensation des éruptions phréatiques, elles ont, par endroits, provoqué de véritables torrents boueux (lahars) entraînant sol et plantes sur leur passage et creusant des ravines de 2-3 m de profondeur (source du Galion, Savane à Mulets). Certaines ravines conduisant au Carbet ont aussi été le siège de quelques glissements de terrain.

Le pH particulièrement bas (voisin de 3) a favorisé la constitution d'un milieu quasi-abiotique. L'oxydation des pyrites a permis la formation d'une croûte dure et imperméable en surface favorisant le ruissellement (Cabidoche & Clairon, sous presse). Ces conditions pourraient permettre un début de processus de fossilisation des végétaux totalement enfouis. Parmi les plantes atteintes par les coulées de boue, seules celles dont une bonne proportion de partie aérienne n'a pas été recouverte, ont des chances de survivre.

3) *Asphyxie* : les « cendres » sont les principales responsables. En effet, comme le signalent Cabidoche & Clairon, par leur finesse, elles s'insèrent dans les stomates des feuilles et gênent considérablement les phénomènes d'échanges gazeux entre la plante et le milieu environnant. Contrairement aux blocs, elles se sont répandues très loin de leurs lieux d'émission, jusqu'à la côte de Baillif à Basse-Terre ; notons qu'un fait semblable a été observé par Mercier lors de l'éruption du 3 décembre 1836. Dans ce secteur compris entre la côte et La Soufrière, la végétation épiphylle, très sensible à la qualité de l'air, a pratiquement disparu prouvant l'effet toxique des cendres.

4) *Effets chimiques* : l'action des substances chimiques peut atteindre les organes aériens, s'il s'agit de gaz toxiques, ou les parties souterraines si elles se trouvent au contact des cendres ou des eaux polluées. D'une façon générale, la libération d'une quantité importante de sulfures et de sulfates a fortement acidifié le milieu. Chevrier (1980) cite des pH variant de 1,1 à 3,4 pour les condensats des vapeurs du col de l'Échelle lors des éruptions des 14-16 juillet 1976 ; Cabidoche & Clairon indiquent un pH de 3,3 à 3,7 pour les cendres recouvrant la végétation du Sud-Ouest vers 1200 m d'altitude.

De nombreux auteurs (Lacroix, 1903 ; Stehlé, 1935, 1958 ; Bruet, 1950 ; Jolivet, 1958 ; Howard, 1962) ont montré le rôle toxique des fumerolles de La Soufrière, principalement de celles situées au col de l'Échelle.

Aussi beaucoup de végétaux montraient des brûlures d'acide comme en témoignent certaines photographies prises pendant les éruptions par Le Guern. La majorité des arbres situés dans la forêt au-dessus des Bains Jaunes étaient étêtés à un niveau correspondant à celui des nuages provoqués par les éruptions phréatiques et transportés par le vent. Par la suite beaucoup d'arbres sont morts et il est toujours possible de voir leurs troncs et leurs cimes desséchés.

A cette toxicité s'ajoute celle causée par la libération d'ions aluminium (Al^{+++}) dans le sol, entretenue par l'acidité qui se maintient très forte et dont Cabidoche & Clairon ont montré l'effet dans les cultures maraîchères de Matouba.

Définition et cartographie des zones de dégats en 1979

Afin d'établir la carte des dégâts causés à la végétation, nous avons utilisé le fond de carte de l'I.G.N. au 1/20 000 sur lequel nous avons reporté les observations de Feuil-

LARD (publiées en 1981), les données qu'il est possible de tirer des photographies aériennes effectuées par l'Institut de Physique du Globe lors des éruptions de 1976-77 et nos propres documents photographiques de 1977 à 1979 complétés par nos observations sur le terrain. Afin de mieux nous y repérer, nous avons matérialisé par des piquets, 5 transects dès 1978 et reconnu plus tard un 6e (Pl. 3). Pour situer un certain nombre de localités, nous avons tenu compte d'ouvrages anciens décrivant La Soufrière (LE BOUCHER, 1903 ; LACROIX, 1904 ; THIONVILLE, 1931).

Grâce à ces documents, nous avons défini et cartographié 4 états pour la végétation du dôme (Pl. 3) :

1. *Végétation détruite* : une grande partie du secteur central et Sud-Ouest à Sud-Est limité à l'Ouest par une ligne située à 70-80 m de la Ravine Marchand et à l'Est par la fracture de juillet 1976, avec des prolongements le long des lahars provoqués par les fractures de 1976. Depuis 1980, deux zones se différencient : l'une située entre les cotes 1200 et 1350 se couvre peu à peu de végétation où les Phanérogames dominent, l'autre, au-dessus de 1350 et même 1300 m aux niveaux des fractures de 1976, se présente pratiquement dénudée et n'est peuplée que par des Cryptogames (Algues, Champignons, Hépatiques).

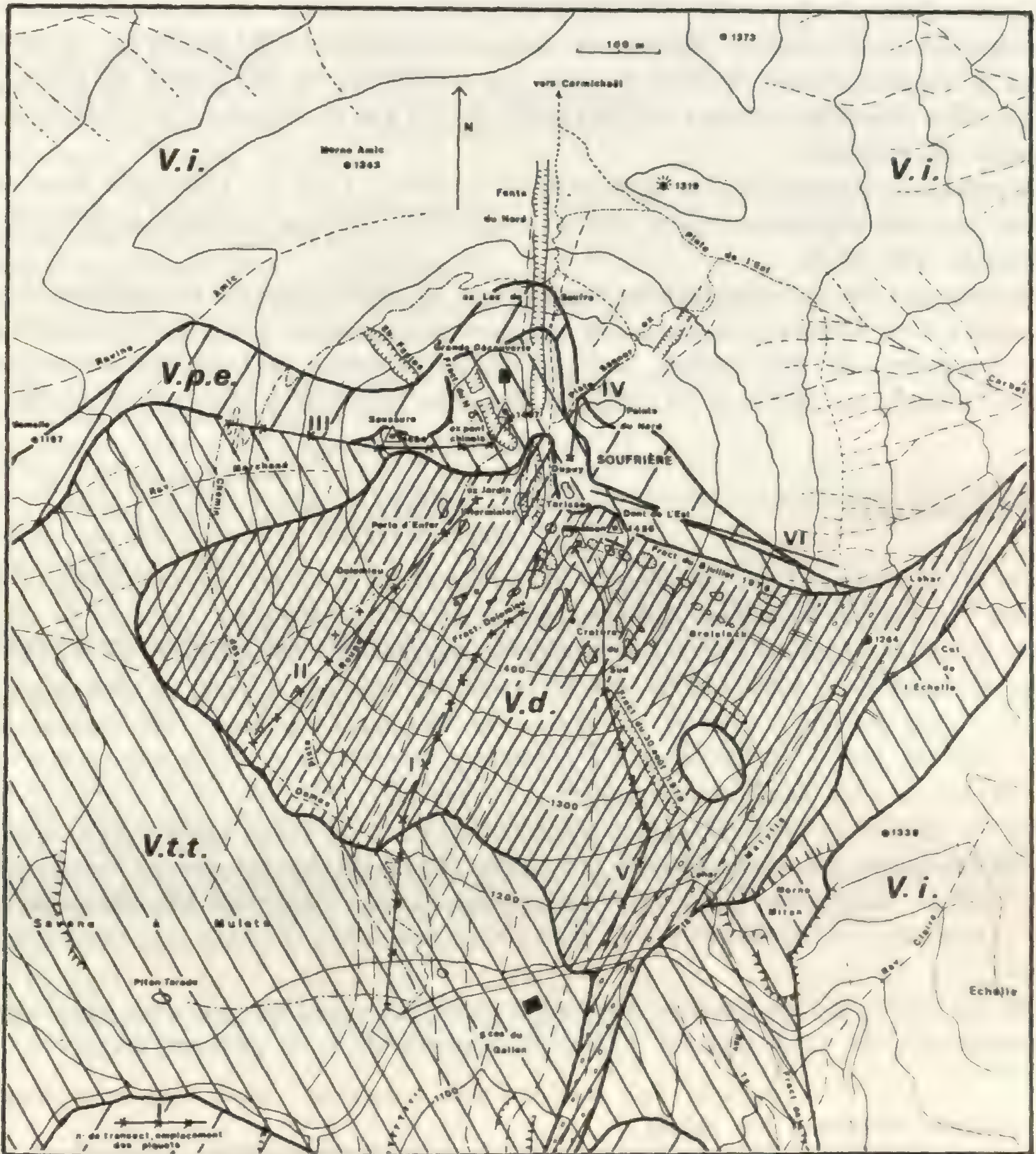
2. *Végétation très touchée* : située en périphérie de la précédente comprenant les sources du Galion, la Savane à Mulets, la ravine Marchand, Saussure, la Fracture du Nord-Ouest, la Grande Découverte, la partie haute de la Grande Fente du Nord, une étroite bande d'une vingtaine de mètres longeant la fracture de juillet 1976, le flanc Est du Morne Mitan et la ravine de la Ty. Il faut y ajouter un petit secteur situé entre les deux fractures de 1976. La végétation, fortement endommagée, n'est pas entièrement détruite et dans les mois qui suivirent la dernière éruption phréatique du 1er mars 1977, de nombreuses plantes émettaient des rejets et même fleurissaient. Parmi les plus spectaculaires, citons *Philodendron giganteum* et *Pitcairnia bifrons*.

3. *Végétation peu endommagée* : située principalement au Nord de la zone précédente comprenant une partie du versant gauche de la ravine Amic, le versant Nord de Saussure, la majorité de la Fente du Nord, le versant W de la Pointe du Nord et une partie des ravines du Carbet. Contrairement à ce que l'on peut observer dans les autres zones, la végétation n'a pas été totalement défeuillée et presque toutes les espèces des formations altitudinales présentent des pieds vivants. Citons principalement *Clusia mangle* et *Guzmania plumieri*.

4. *Végétation intacte* (ou presque) : située au Nord et comprenant la ravine Amic, l'Éboulement Faujas, la partie inférieure de la Fente du Nord, la piste Sanner, la piste de l'Est et les sources du Carbet. La végétation a subi quelques fines pluies de cendres et a été balayée par quelques émanations fumerolliennes et quelques mois après il n'y avait plus de traces visibles, du moins pour les Phanérogames. Pour les Cryptogames épiphylles, rappelons-le, très sensibles à la qualité de l'air, il semble très difficile d'énoncer une telle affirmation.

En comparant avec les observations de LE GUERN faites au début de 1977 (LE GUERN & al., 1980), on remarque que la zone indiquée par cet auteur comme totalement détruite, s'étend aussi sur les secteurs que nous définissons comme ayant une végétation très touchée.

En effet, certains végétaux dont les parties aériennes étaient mortes à cette époque, ont émis depuis des rejets et ce sont eux qui nous ont permis de définir la zone très touchée. On observe aussi que la limite entre la végétation intacte et celle peu endommagée se situe au voisinage de la courbe d'isoépaisseur de cendres cumulée de 10 cm.



Pl. 3. — Carte de l'état de la végétation de la Soufrière après les éruptions de 1976-77 (Février 1979) : V.i., végétation intacte ; V.p.e., végétation peu endommagée ; V.t.t., végétation très touchée ; V.d., végétation détruite.

ÉVOLUTION ET ÉTAT EN 1981 DE LA VÉGÉTATION

Le but de ce programme est de réaliser le suivi de la végétation du dôme de la Soufrière par l'étude de la répartition d'un certain nombre d'espèces sélectionnées, en fonction de leur valeur à représenter les différents stades évolutifs de la recolonisation.

La répartition de chaque espèce est obtenue en notant sur le terrain sa présence à l'intérieur de mailles carrées de 50 m de côté. La couverture de l'ensemble du dôme a nécessité 320 mailles réparties suivant un rectangle de 0,8 km de largeur (16 mailles) sur 1 km de longueur (20 mailles).

Ce quadrillage s'appuie sur la carroyage de la carte I.G.N. au 1/20 000e. Chaque maille est repérée par code alphanumérique, une lettre (de D à W) pour sa position N-S, un nombre (4 à 19) pour celle W-E.

L'observation de ces répartitions commencée en 1980, devrait se réaliser, si possible, chaque année. Ces données, stockées sur support magnétique, sont traitées (édition automatique des cartes de distribution, analyse et comparaison statistiques des répartitions, etc...) sur l'ordinateur MINI 6 CII-HB du Muséum national d'Histoire naturelle.

Choix des espèces

Selon les différents types de dégâts et en fonction de leurs caractéristiques propres, les espèces ont eu des réactions différentes aux crises volcaniques. Lors de la recolonisation, nous pouvons observer qu'elles se comportent différemment selon qu'elles sont autochtones ou allochtones, selon qu'elles ont la possibilité ou non d'émettre des rejets ou des diaspores. Si ces dernières sont en nombre suffisamment important, les espèces pourront coloniser plus ou moins rapidement les milieux perturbés, dans la mesure naturellement, où ces derniers sont redevenus favorables.

Dans les parties les plus dévastées, la reconstitution du tapis végétal s'effectue surtout à partir de diaspores. Les Cryptogames pionnières telles que *Jungermannia succulenta* (Hépatique à feuilles) dominent. Elles sont accompagnées par quelques Phanérogames (*Philodendron giganteum*, *Pitcairnia bifrons*, *Machærina restioides*), espèces qui émettent souvent des rejets.

Dans les secteurs très touchés, diaspores et rejets semblent jouer un rôle équivalent. La reconstitution du tapis végétal s'effectue à partir de trois groupes d'espèces :

a) **Espèces émettant des rejets**

Charianthus alpinus Howard (Mélastomatacée) [1]
Cyrilla racemiflora L. (Cyrillacée)
Freziera undulata Sw. var. *elegans* (Tul.) Kr. & Urb. (Théacée)
Ilex macfadyenii (Walp.) Rehder (Ilicacée) [1]
Norantea spiciflora (Juss.) Kr. & Urb. (Marcgraviacée)

1. Aussi colonisatrices par diaspores.

Philodendron giganteum Schott (Aracée)
Pitcairnia bifrons (Lindley) Read (Broméliacée) [1]
Rapanea coriacea (Sw.) Mez (Myrsinacée) [1]
Symphysia racemosa (Vahl) Stearn (Vacciniacée)
Weinmania pinnata L. (Cunoniacée)

b) **Espèces pionnières autochtones (diaspores)**

Blechnum violaceum (Fee) Christ (Fougère) [2]
Brachionidium sherringii Rolfe (Orchidacée)
Calolysianthus frigidus (Sw.) Gilg var. *frigidus* (Gentianacée)
Eleocharis maculosa (Vahl) R. & S. (Cypéracée)
Gaultheria swartzii Howard (Éricacée)
Glechenia sp. (Fougère)
Histiopteris incisa (Thumb.) J. Sm. (Fougère) [2]
Isachne rigidifolia (Poir.) Urb. (Graminée)
Jungermannia succulenta Rich. (Hépatique)
Lycopodium cernuum L. var. *dussii* Christ (Lycopodiacée)
Machærina restioides Vahl (Cypéracée) [2]
Pityrogramma chrysophylla (Sw.) Link (Fougère) [2]
Rhynchospora longiflora Vahl (Cypéracée)
Sauvagesia erecta L. (Ochnacée)
Selaginella tenella (Beauv.) Spring. (Selaginellacée)
Sphagnum sp. (Bryophyte)
Stereocaulon vulcani (Berg) Engler (Lichen)
Tibouchina ornata (Sw.) Baillon (Mélastomatacée) [2]
Viola stipularis Sw. (Violacée)

c) **Espèces pionnières allochtones**

Centella asiatica (L.) Urb. (Ammiacée)
Conyza bonariensis (L.) Cronq. (Astéracée)
Dicranopteris pectinata (Willd.) Underw. (Fougère)
Ischæmum latifolium (Spreng.) Kth. (Graminée)
Phytolacca rivinoides Kth. & Bouché (Phytolaccacée)
Poa annua L. (Graminée)
Pogonatum tortile (Sw.) Brid. (Bryophyte)
Pterolepis glomerata (Rottb.) Miq. (Mélastomatacée)

Dans les secteurs peu endommagés, la reconstitution de la végétation se fait surtout à partir de rejets. En plus des espèces citées ci-dessus, nous trouvons :

a) **Espèces situées dans l'ensemble des secteurs peu touchés**

Anthurium guildinguii Schott (Aracée)
Cephælis axillaris Sw. (Rubiacée) [1]
Clusia mangle L. C. Rich. (Clusiacée)
Cnemidaria grandifolia (Willd.) Proctor (Fougère)
Didymopanax attenuatus (Sw.) March. (Araliacée) [1]
Guzmania plumieri (Griseb.) Mez (Broméliacée)

2. Émet aussi des rejets.

Juncus guadeloupensis Buch. & Urb. (Juncacée) [1]
Miconia coriacea (Sw.) DC. et *M. vulcanica* Naud. (Mélastomatacées) [1]

b) **Espèces situées uniquement dans les secteurs peu touchés de la Savane à Mulets (près du Piton Tarade)**

Byrsonima trinitensis A. Juss. (Malpighiacée)
Charianthus corymbosus (L. C. Rich.) Cogn. (Mélastomatacée)
Cyathea arborea (L.) J. E. Smith (Fougère)
Palicourea crocea (Sw.) R. & S. (Rubiacée)
Prestœa montana Nicols. (Arecacée)
Rapanea trinitatis (A. DC.) Mez (Myrsinacée)
Richeria grandis Vahl (Euphorbiacée)
Ternstrœmia elliptica Sw. (Théacée)

L'aire de ces dernières, en majorité de milieux forestiers, n'a jamais dépassé le secteur de la Savane à Mulets, ce qui explique leur actuelle localisation.

Dans les zones peu touchées, quelques espèces se réinstallent à partir de diaspores :

Campylopus richardii Brid. (Bryophyte)
Lobelia flavescens (Presl.) E. Wimm. (Lobéliacée)
Peperomia tenella (Sw.) A. Dietr. (Pipéracée)
Trentepohlia sp. (Phéophycée)

Plusieurs espèces vivant sur La Soufrière avant les événements de 1976-77 n'ont toujours pas été observées depuis cette période :

Besleria lutea L. (Gesnériacée)
Calolysianthus frigidus (Sw.) Gilg. var. *jolivetii* Stehlé (Gentianacée)
Epidendrum patens Sw. (Orchidacée)
Eupatorium trigonocarpum Griseb. (Astéracée)
Grammadenia parasitica (Sw.) Griseb. (Myrsinacée)
Hedyosmum arborescens Sw. (Chloranthacée)
Hemidiodia ocymifolia (Willd. ex R. & S.) K. Schum. (Rubiacée)
Hillia parasitica Jacq. (Rubiacée)
Lobelia guadeloupensis Urb. (Lobéliacée)
Lycopodium sieberianum Spreng. et *L. clavatum* L. (Lycopodiacées)
Maxillaria coccinea (Jacq.) L. O. Wms. ex Hodge (Orchidacée)
Mikania ovalis Griseb. (Astéracée)
Myrcia dumosa Kr. & Urb. (Myrtacée)
Peperomia hernandæfolia (Vahl) Dietr. (Pipéracée)
Phenax sonneratii (Poir.) Wedd. (Urticacée)
Pilea duchassaingii Urb. (Urticacée)
Relbunium hypocarpium (L.) Hemsl. var. *guadeloupensis* (Spreng.) Stehlé (Rubiacée)
Rondeletia parviflora Rich. (Rubiacée)

Mise à part *R. hypocarpium* connue de l'ex-Jardin L'Herminier, toutes les autres espèces n'avaient été observées que dans le secteur de la Savane à Mulets.

Étant donnée l'importance numérique des espèces vivant sur La Soufrière, il nous a semblé judicieux d'en sélectionner quelques-unes caractéristiques des grands groupes

écologiques reconnus. Le choix s'est porté sur des espèces bien représentées sur La Soufrière avant 1976, faciles à reconnaître y compris au niveau des plantules, ayant une signification phytosociologique et/ou écologique et un comportement net vis à vis des phénomènes volcaniques. Ont ainsi été éliminées des espèces à leur limite éco-biogéographique comme celles localisées à la Savane à Mulets ou représentées par quelques populations (*Poa annua*) ou sporadiques (*Brachionidium sherringii*).

Ainsi nous avons retenu :

— *Pogonatum tortile* et *Ischæmum latifolium* (espèces pionnières allochtones) ;
— *Sphagnum sp.* et *Gaultheria swartzii*, espèces typiques du *Sphagnetum* ; *Isachne rigidifolia*, espèce du *Pitcairnietum*, *Machærina restioides* et *Jungermannia succulenta*, espèces rupicoles (toutes pionnières autochtones) ;
— *Cyrilla racemiflora*, *Pitcairnia bifrons* et *Philodendron giganteum* (espèces émettant des rejets dans toutes les zones) ;
— *Clusia mangle*, typique du *Clusietum* et *Guzmania plumieri*, espèce climacique du *Pitcairnietum* (espèces n'émettant des rejets qu'en secteurs peu touchés) ;
— *Peperomia tenella* et *Campylopus richardii*, espèces se reproduisant par diaspores en zones peu perturbées.

Répartition des espèces choisies

Ischæmum latifolium : Graminée vivace à rhizome rampant, à chaume parfois sarmenteux de 1-3 m de longueur, à inflorescences longues de 5-9 cm, digitées, rameaux et feuilles souvent rougeâtres. Espèce plutôt pionnière des régions chaudes et humides d'Amérique Centrale, des Antilles et du S de l'Amérique du Sud ; se rencontre surtout dans les anciennes cultures, aux bords des routes et dans des zones bouleversées à la suite de catastrophes naturelles (glissements de terrain, éruptions volcaniques). Dans certains secteurs de la Montagne Pelée (Martinique), en association avec des Fougères telles que *Dicranopteris pectinata* (Willd.) Underw. et *Nephrolepis rivularis* (Vahl) Matt, elle forme des formations végétales relativement stables empêchant l'installation des espèces autochtones dont les populations avaient été détruites lors des éruptions de 1902-03 et 1929-30.

Avant les manifestations volcaniques de la Soufrière de 1976-77, cette espèce existait sur les bords de la route près de Bains Jaunes. Dès 1977, elle commença à s'installer à la Savane à Mulets. Sa progression fut particulièrement remarquable en 1979-80. Actuellement son aire, apparemment stabilisée, intéresse surtout les secteurs très touchés et peu touchés situés sous le vent, y compris dans la vallée de la Matylis protégée en partie du vent par le Morne Mitan et l'Échelle (Pl. 4*a*). *I. latifolium* semble ne pas pouvoir s'installer sur le sol à pH trop bas (< 4) et dans les régions trop ventées.

Pogonatum tortile (Sw.) Brid. : Polytrichacée d'Amérique Centrale et du Sud. Terricole de la base de l'étage hygrophyle, où elle colonise les talus humides jusqu'à l'étage tropical de montagne.

Existait déjà le long des sentiers de randonnée surtout en zone rocheuse. Son aire actuelle suit le Chemin des Dames, les zones d'éboulements de 1976-77 et les ravines des

sources du Carbet ayant subi des glissements de terrain (Pl. 4*b*). Cette espèce semble indifférente aux vents, contrairement à *I. latifolium*.

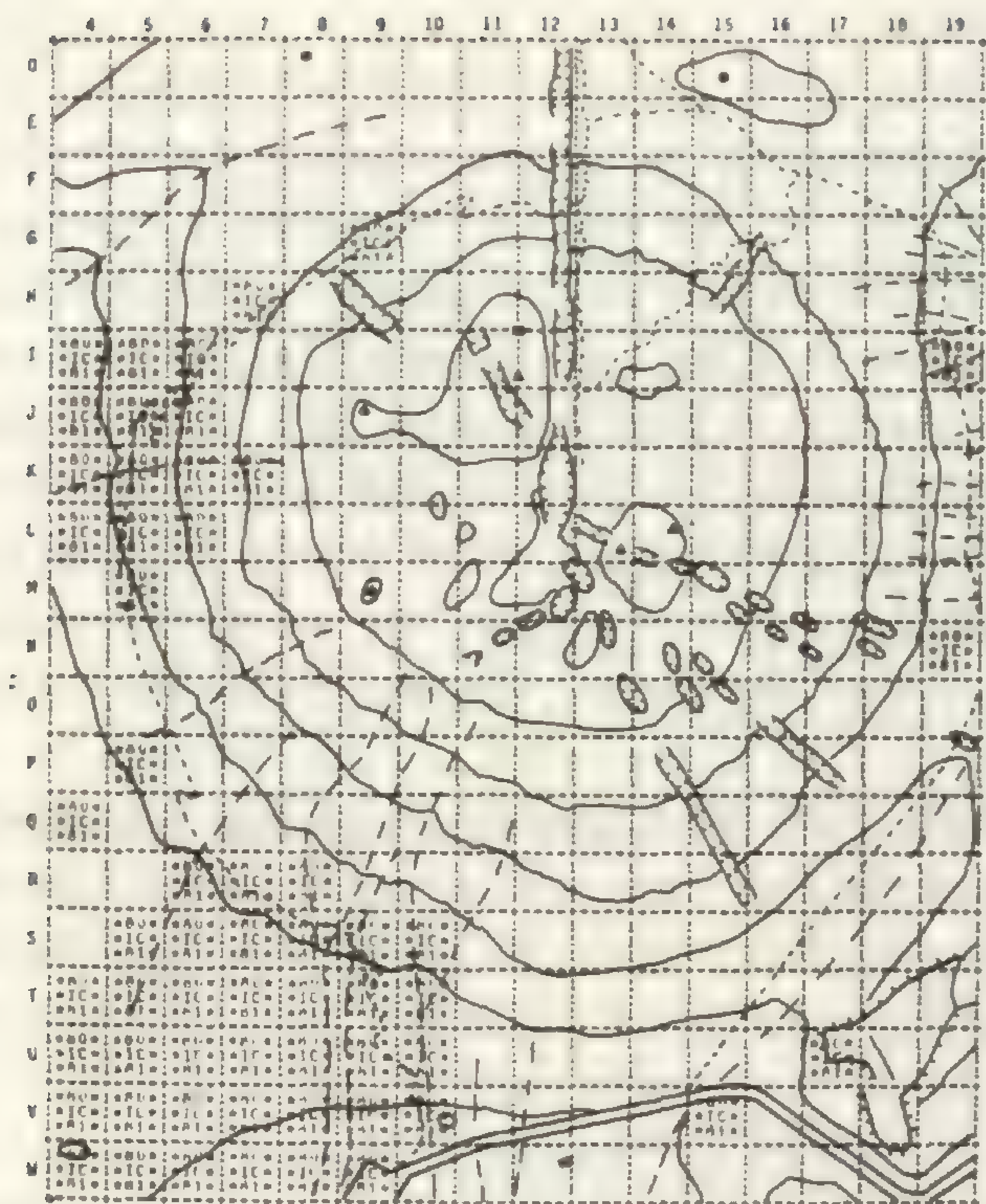
Sphagnum spp. : Les grandes taches claires formées par des colonies de sphaignes étaient une caractéristique physionomique du dôme de la Soufrière. Leur pouvoir colonisateur associé à la forte humidité explique l'ancienne importance numérique de leurs populations. Mais il ne faut pas les croire insensibles aux modifications du milieu, l'éruption de 1902 de la Montagne Pelée en faisant disparaître le lac sommital dit des « Palmistes » les a depuis éliminées de Martinique. Les nombreux taxons décrits se répartissent en trois espèces : *S. meridense* (Hamp.) C. M., *S. erythrocalyx* Hamp. et *S. portoricense* Hamp. (Jovet-Ast, 1952 ; Van Der Wijk, 1967). Seul Stehlé (1979) cite *S. magellanicum* Brid. en Guadeloupe. Cette espèce, fréquente en Amérique du Sud, peut selon Leroy Andrews (1941), se confondre avec *S. erythrocalyx*. L'incertitude taxonomique encore réelle pour ce genre, la difficulté de détermination sur le terrain et certaines exigences écologiques apparemment semblables (en l'état actuel de nos connaissances), nous ont conduits à ne pas distinguer les espèces et à cartographier la répartition du genre.

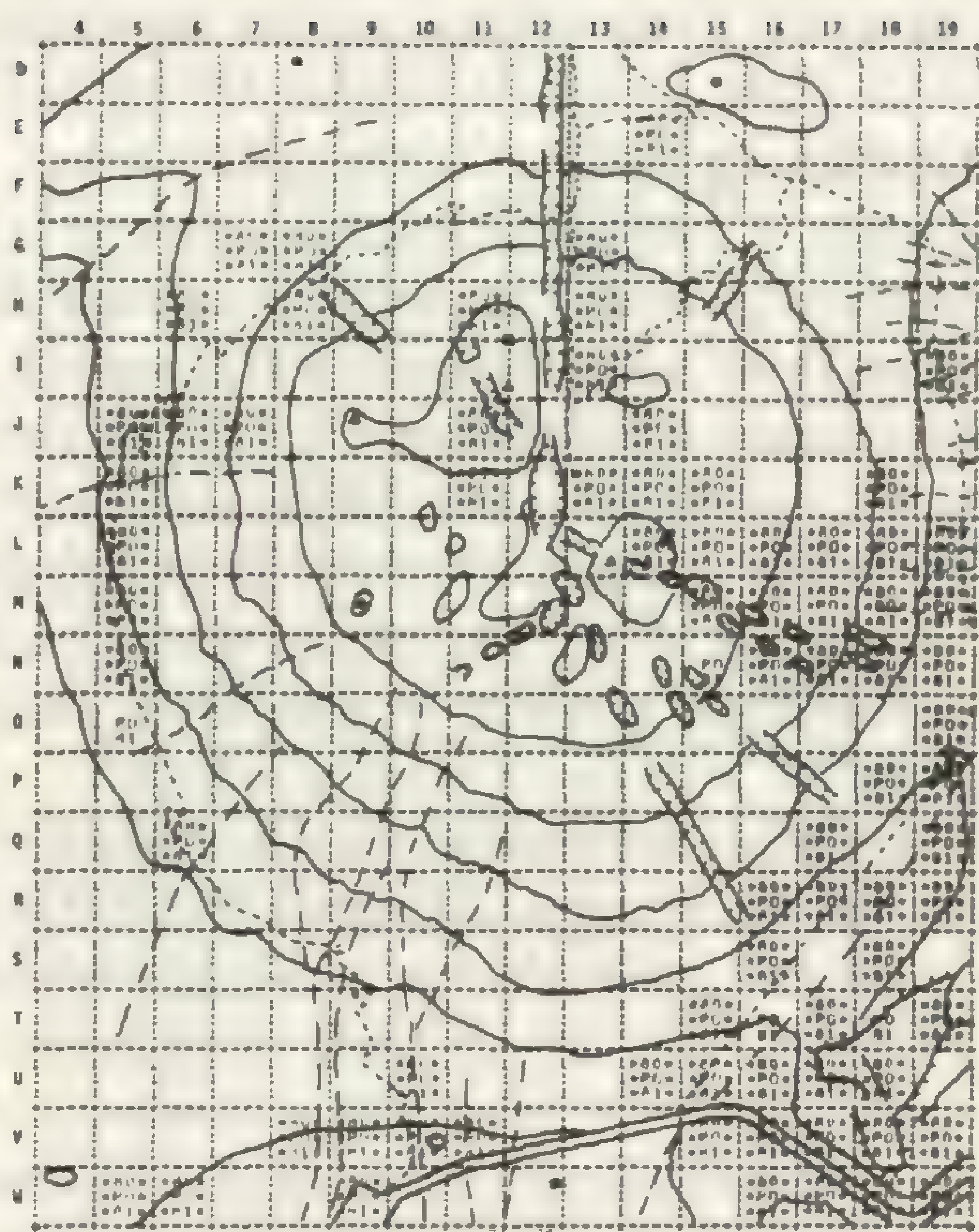
Il existait pratiquement sur l'ensemble du dôme. En 1977, son aire était réduite aux secteurs peu touchés et intacts. En 1980, de belles populations s'observaient le long du Chemin des Dames en zone très touchée et en 1981, l'aire des sphaignes atteint le transect 2 en zone totalement détruite (Pl. 4*c*). Comme *P. tortile*, il semble peu sensible aux vents qui s'avèrent d'efficaces agents transporteurs de ses diaspores constituées par des fragments de rameaux feuillés.

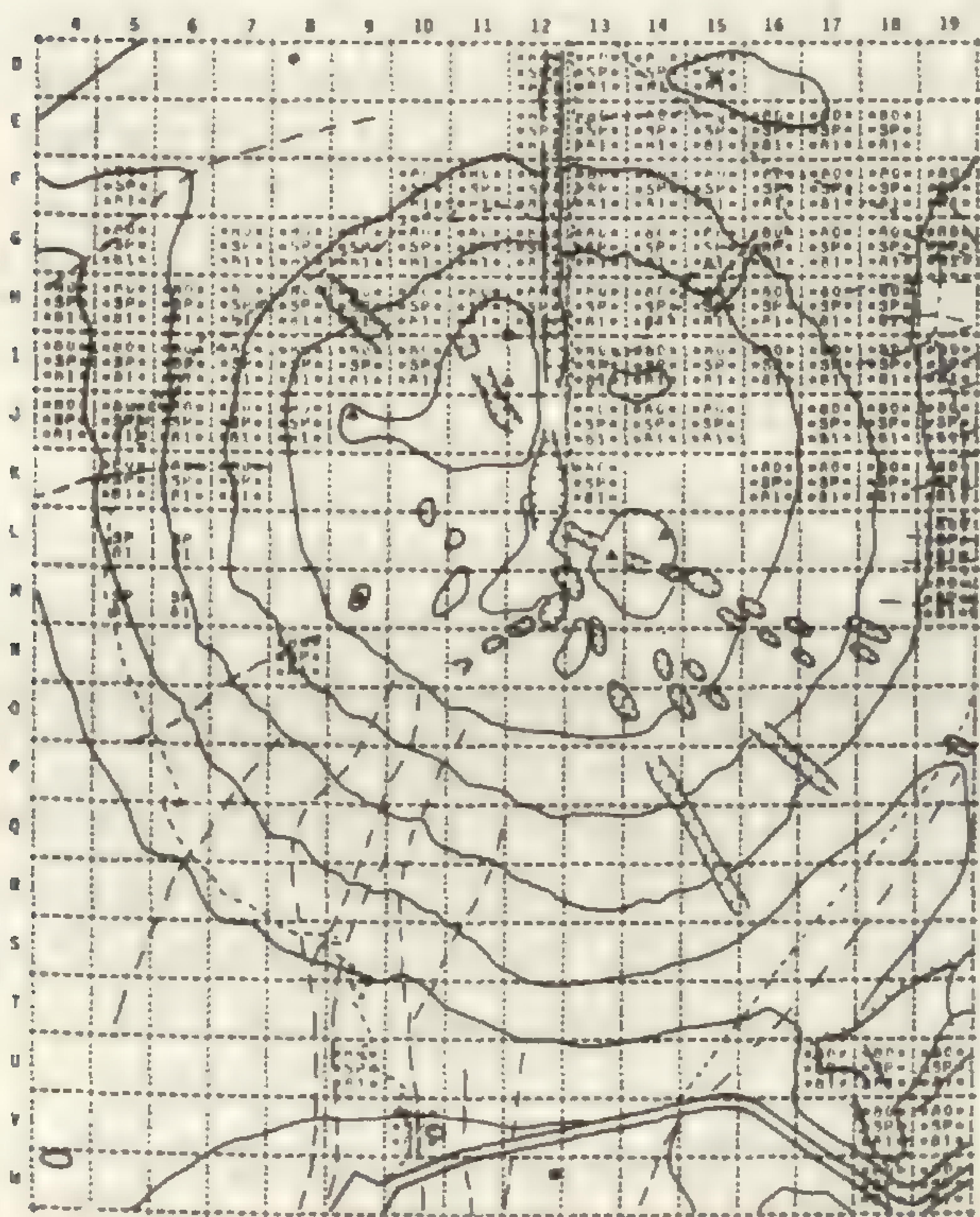
Gaultheria swartzii (= *G. sphagnicola* Rich.) : Sous-arbrisseau plus ou moins dressé de 5-60 cm à écorce grise ou noire, à petites feuilles (1-2,5 × 0,5-1,5 cm) cordiformes, coriaces, dentées, à fleurs rouges, à fruits pulpeux violet-noirâtres et comestibles à maturité. Espèce confinée sur les sommets de la Soufrière et de la Montagne Pelée. Après l'éruption de cette dernière en 1929-30 Stehlé (1938) avait noté l'extraordinaire pouvoir colonisateur de cette espèce. En effet, avec les Lycopodes elle constitue actuellement l'essentiel de la végétation des aiguilles de 1902 et de 1929-30.

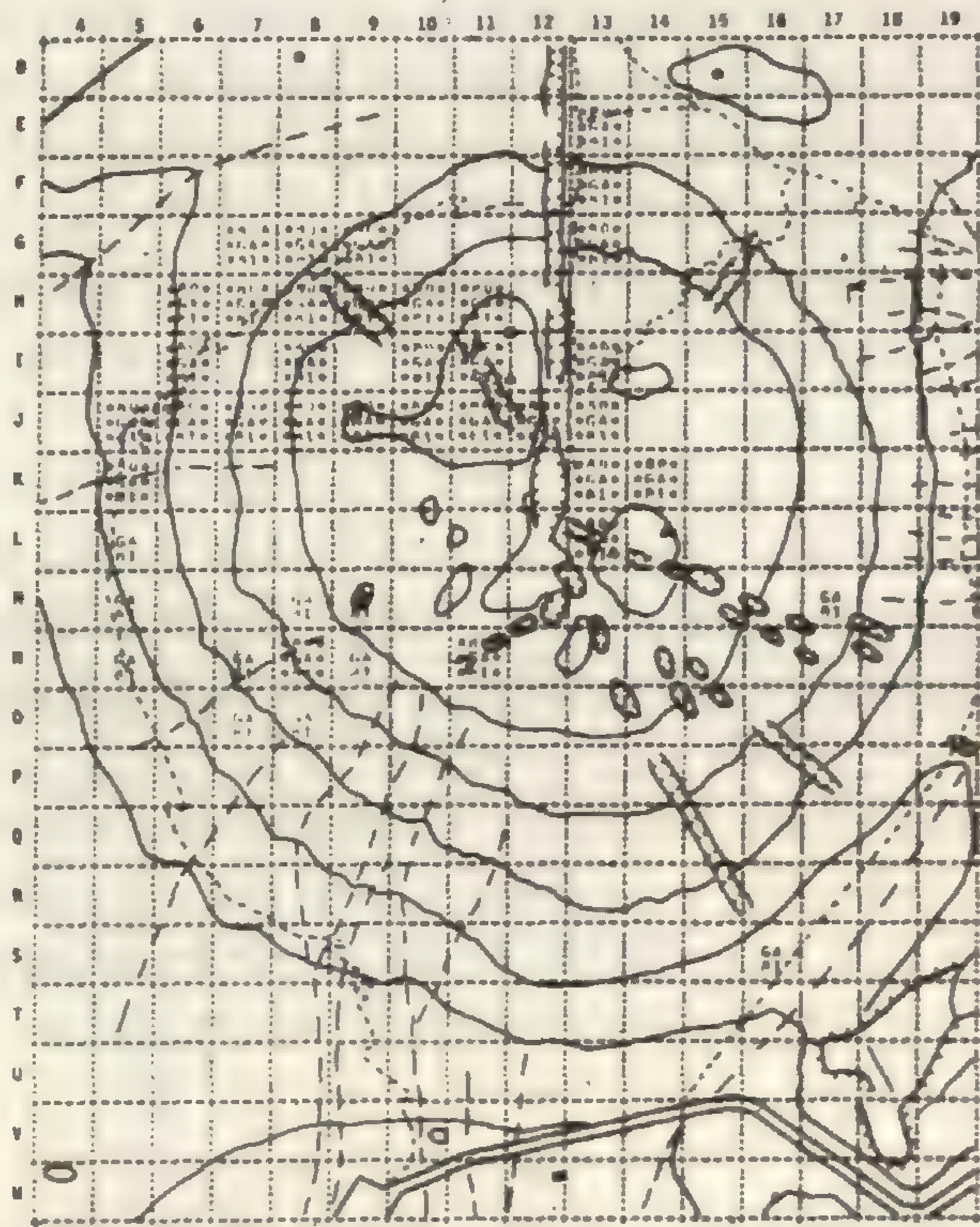
Sur la Soufrière *G. swartzii* vivait sur le plateau sommital rarement au-dessous de 1300 m, souvent en association avec les Sphaignes. En 1976-77, ses populations fortement réduites se cantonnaient le long de la Fente du Nord et de l'Éboulement Faujas. En octobre 1977, quelques populations fugaces furent aperçues près du col de l'Échelle. En 1979, son aire comprenait tout le secteur très touché du plateau sommital et commençait à s'étendre sur le talus longeant le Chemin des Dames. Il faut noter le rôle important de ce dernier dans le processus de la reconquête de la végétation. Jouant le rôle de microfalaise, il a subi moins qu'ailleurs l'effet néfaste des boues et des gaz, ce qui a permis une relative protection pour certaines espèces de petite taille (Bryophytes). De plus le lessivage du sol y a été plus actif que dans les régions avoisinantes permettant ainsi d'avoir un pH favorable à une meilleure reprise de la végétation, ce dont ont profité les nouvelles populations de *G. swartzii* et de *Sphagnum*.

L'aire actuelle de *G. swartzii* s'étend jusqu'au transect 2, c'est-à-dire en zone totalement détruite (comme les sphaignes), jusqu'à une altitude de 1250 m (Pl. 4*d*). Quelques









Pl. 4. — Répartition sur le dôme de la Soufrière de : **a**, *Ischæmum latifolium* ; **b**, *Pogonatum tortile* ; **c**, *Sphagnum spp.* ; **d**, *Gaultheria swartzii.* Dans les mailles où le taxon est présent, figure, outre son sigle, l'année de son observation (80 pour 1980, 81 pour 1981).

populations (fugaces ?) s'observent le long de la fracture de juillet 1976 et dans la vallée de la Matylis. Cette espèce semble sensible aux vents.

Isachne rigidifolia : Graminée vivace, à chaume étalé ou érigé, ramifié de 10-40 cm de hauteur, à branches florifères fermes et rigides, à feuilles rigides à pointe piquante, à inflorescence souvent purpurascente, de 2-5 cm de longueur. Cette espèce caractéristique des formations altitudinales des Grandes et Petites Antilles, se trouvait sur l'ensemble du dôme avant 1976. Réduite en 1977 aux zones intactes et peu touchées, son aire occupait les zones très touchées en 1979 pour arriver actuellement en zone totalement détruite le long du transect 2 et la fracture de juillet 1976 (Pl. 5*a*). Peu sensible aux vents, cette espèce se maintient tant qu'elle est en situation héliophile, ce qui explique son abondance dans le *Pitcairnietum* et dans le *Clusietum* nanifié typique des zones situées près des crêtes.

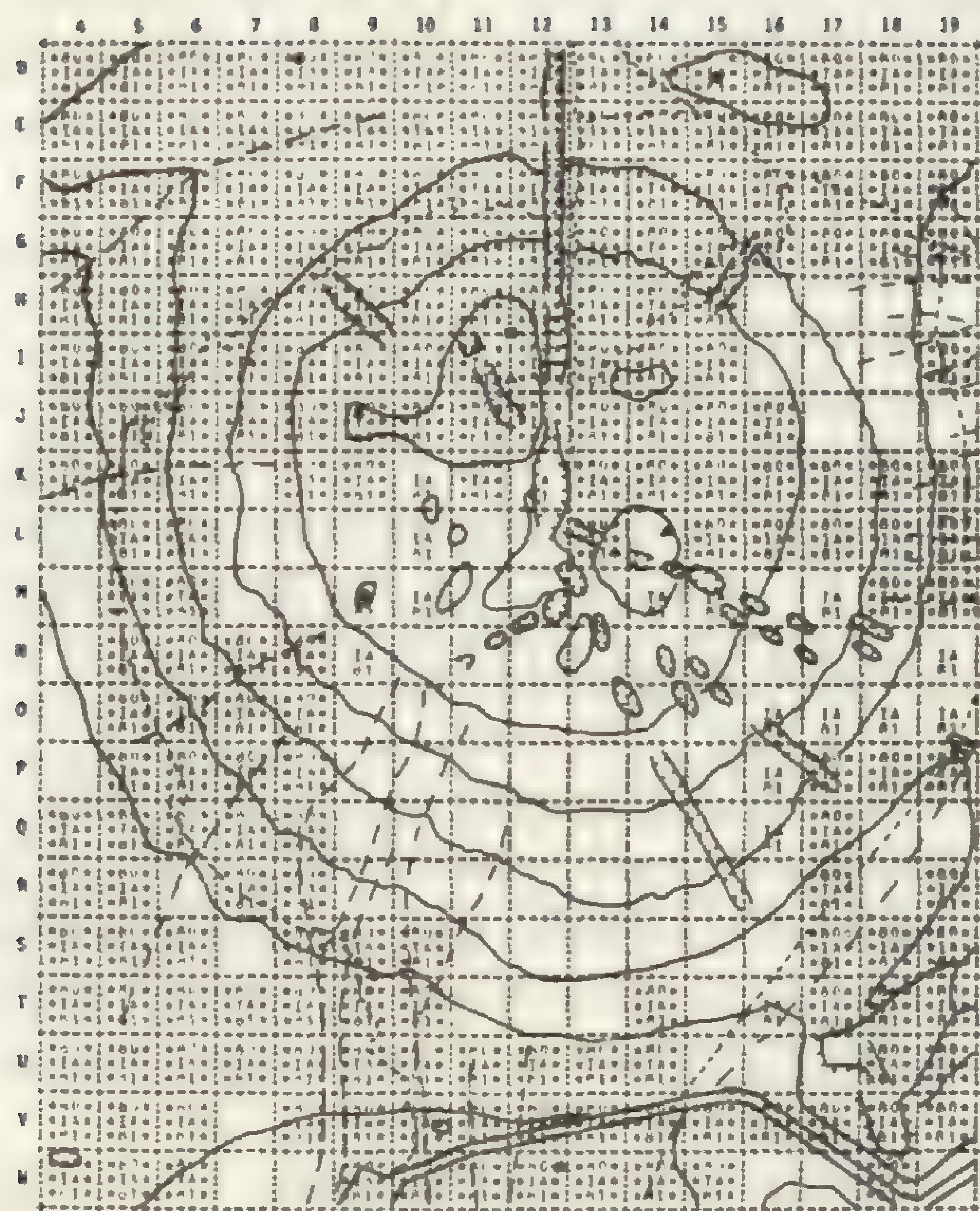
Machærina restioides : Cette Cypéracée ressemble plutôt à une Iridacée par ses feuilles légèrement falciformes disposées en éventail au ras du sol. Son inflorescence, haute de 10-60 cm est une panicule composée à branches un peu flexueuses. Cette espèce des formations altitudinales des Petites et Grandes Antilles, nettement pionnière, se trouvait sur l'ensemble du dôme dans des secteurs à végétation lâche. Après les éruptions de 1976-77, elle s'est maintenue dans les secteurs les moins touchés de la Savane à Mulets d'où elle est partie rapidement à la conquête des zones très touchées puis complètement détruites. Elle semble supporter un pH plus bas qu'*I. latifolium*, ce qui explique qu'elle soit l'une des premières Phanérogames à s'installer dans les secteurs les plus perturbés. Actuellement, elle couvre pratiquement tout le dôme sauf dans les secteurs intacts à végétation drue et ceux dont le pH est encore trop bas : partie S du plateau sommital et fracture d'août 1976 (Pl. 5*b*).

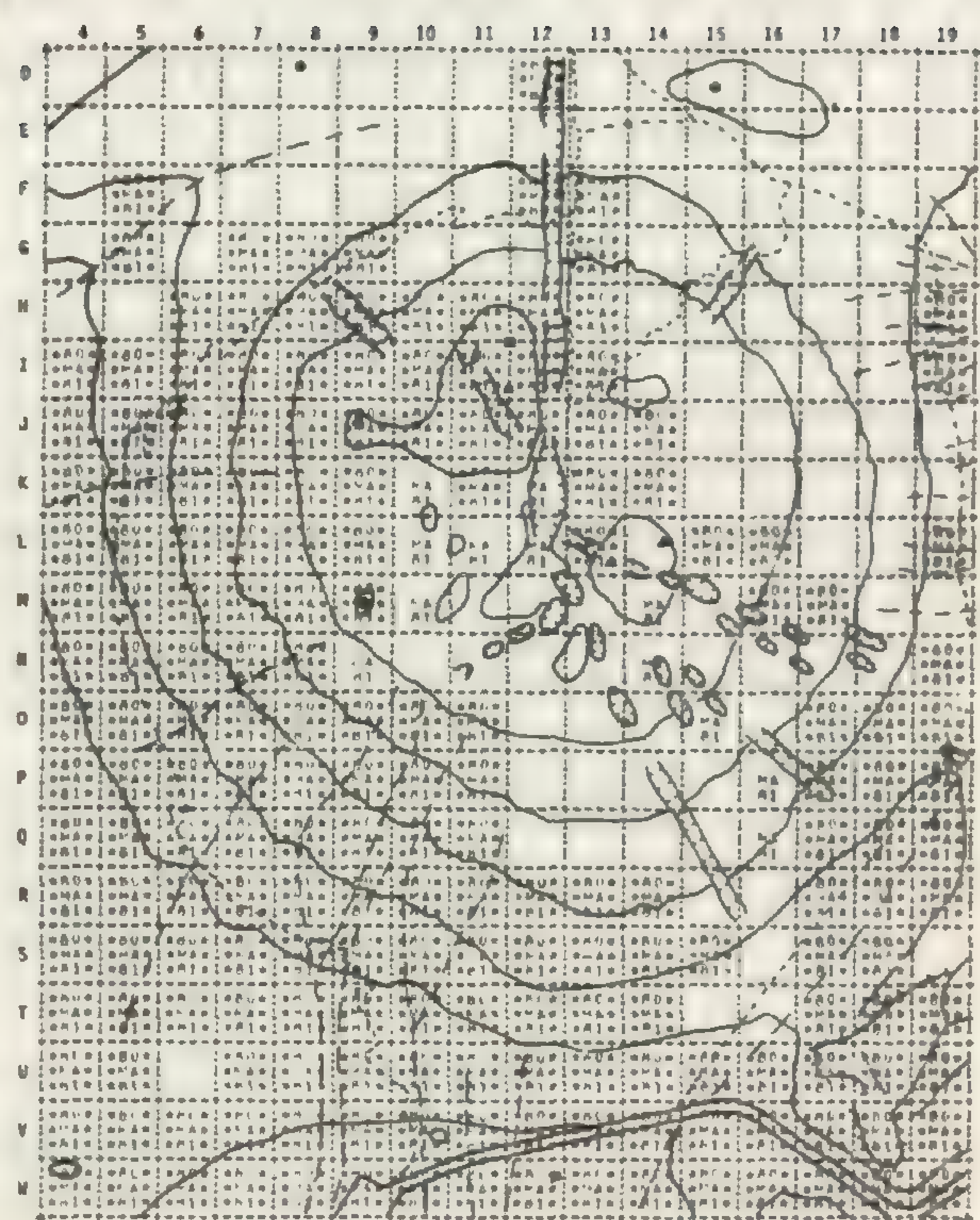
Jungermannia succulenta Rich. (= *Apotomanthus succulentus* (Rich.) Schiffn.) : Jungermanniacée d'Amérique tropicale, cette espèce terricole et héliophile de l'étage supérieur était surtout abondante, avant l'éruption, autour des fumerolles. Elle a été favorisée par les événements de 1976-77 car elle a colonisé assez rapidement la croûte formée après les coulées de boue et les sols mis à nu (Pl. 5*c*). Actuellement en association avec *Cladopodiella intertexta* (Gott.) Fulg. (Céphaloziacée), elle couvre la majeure partie du dôme (sauf en zone intacte) auquel ces deux espèces donnent une couleur rouge-violacée caractéristique.

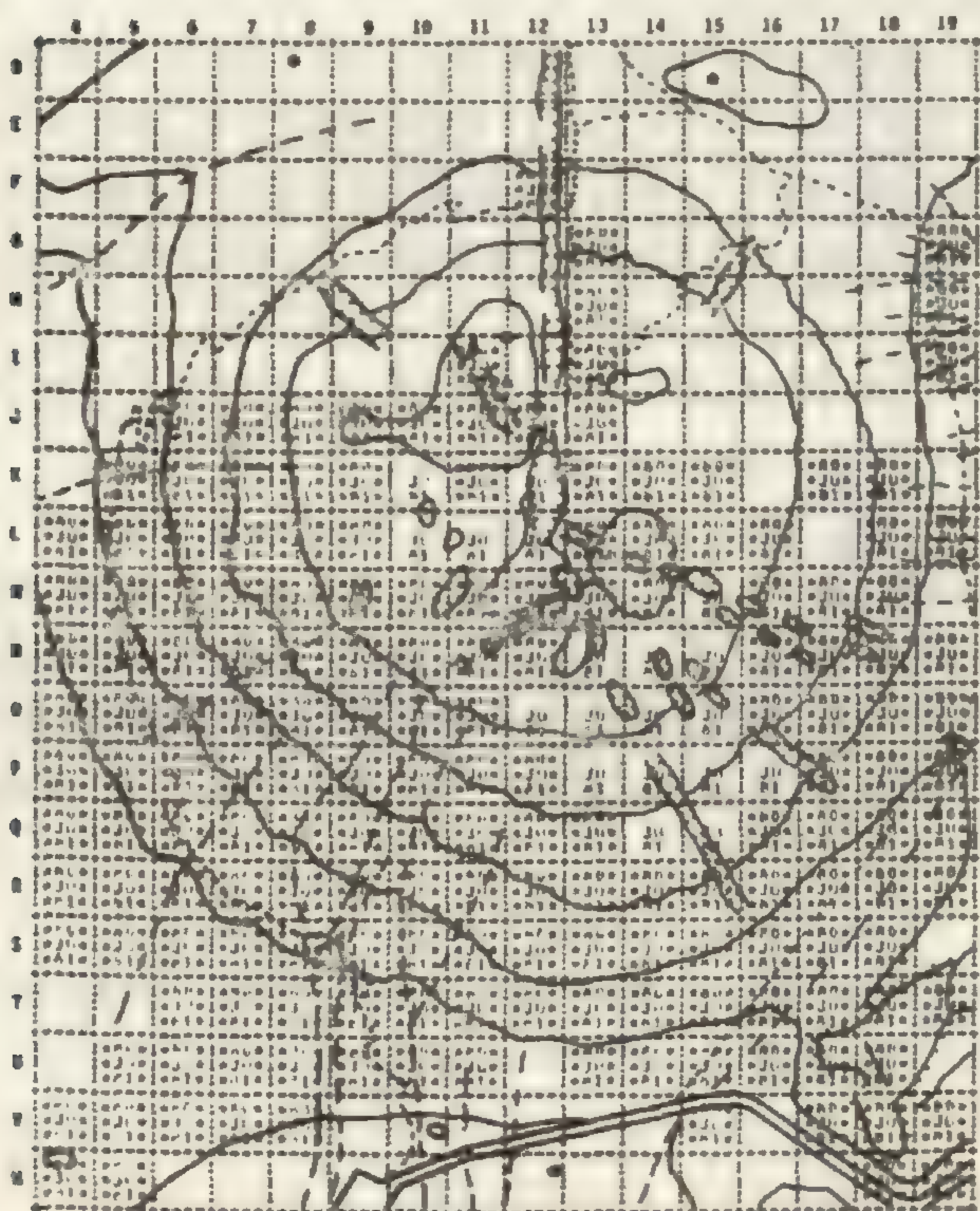
Pitcairnia bifrons : Broméliacée terrestre à feuilles disposées en rosettes, allongées jusqu'à 1 m de longueur, marge dentée, face inférieure à écailles argentées, à inflorescences atteignant 1 m de hauteur, à fleurs rouges disposées en épis rarement ramifiés. D'après Read (1970), cette espèce ne vivrait que sur les sommets volcaniques de St. Kitts et de Guadeloupe.

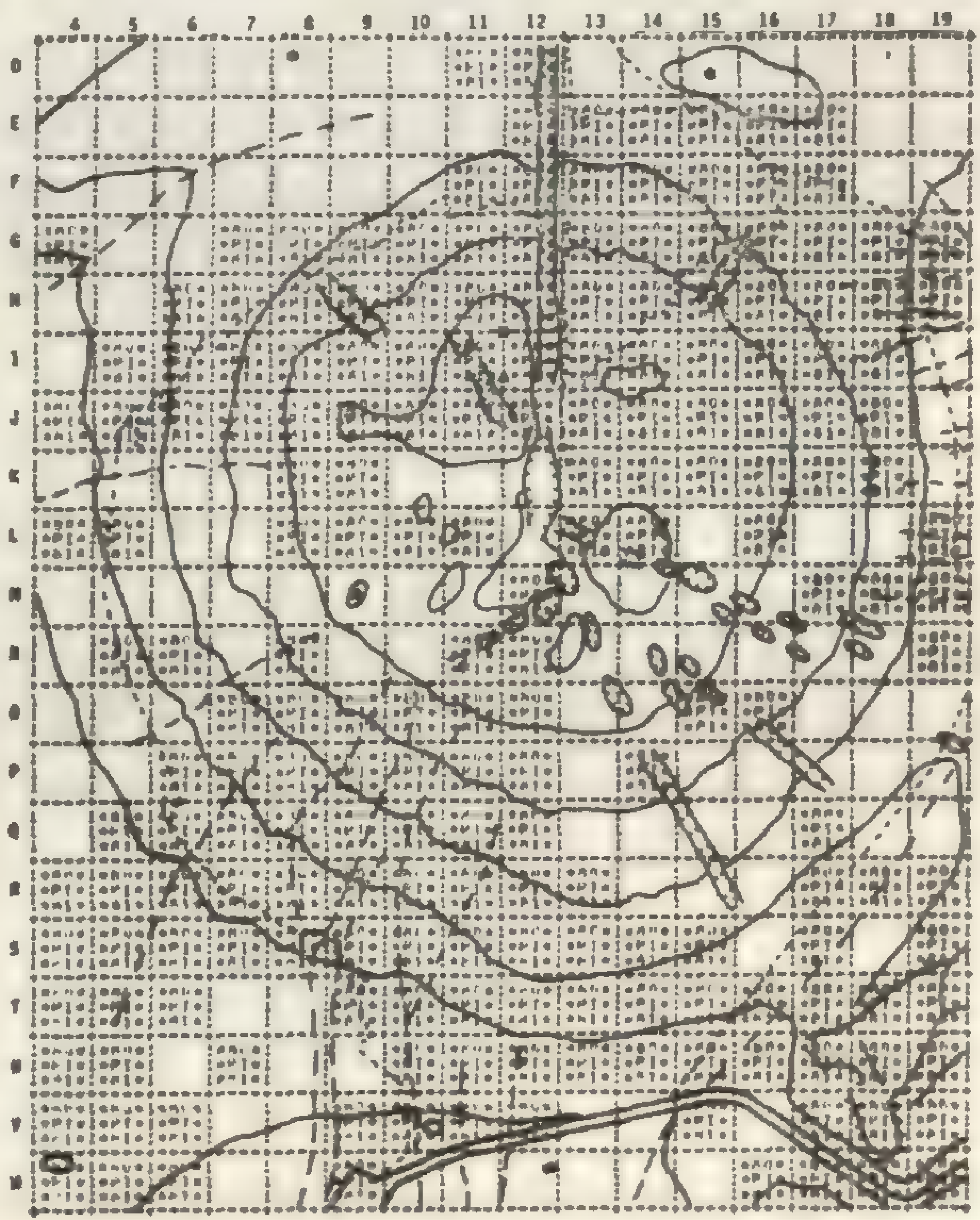
Stehlé (1958) signale la présence de populations à fleurs jaunes au col de l'Échelle. Celles-ci se sont maintenues après les éruptions de 1976-77 et il nous a été possible d'en observer d'autres entre l'Éboulement Faujas et la Fracture du Nord et au sommet de la Grande Découverte, montagne située au Nord du Carmichael le long de la Trace Victor Hugues.

Stehlé (1935) a défini le *Pitcairnietum*, association végétale de crête à partir de *P. bifrons*. En réalité d'après nos observations, cette espèce ne serait climacique que dans









Pl. 5. — Répartition sur le dôme de la Soufrière de : **a**, *Isachne rigidifolia* ; **b**, *Machærina restioides* ; **c**, *Jungermannia succulenta* ; **d**, *Pitcairnia bifrons.* Dans les mailles où le taxon est présent, figure, outre son sigle, l'année de son observation (80 pour 1980, 81 pour 1981).

les falaises (Éboulement Faujas) ou dans des secteurs très en pente où *Guzmania plumieri*, à cause de sa morphologie ne peut s'installer durablement. Dans les endroits peu pentus, *P. bifrons* appartient à la flore pionnière et *G. plumieri* aux formations climaciques ; ceci entraînera une redéfinition des formations phytogéosociologiques regroupées dans le *Pitcairnietum* au sens de Stehlé.

P. bifrons a particulièrement bien résisté aux manifestations volcaniques de 1976-77 puisque dès octobre 1977, il était possible d'observer des pieds en fleurs, y compris en zones très touchées (Sastre, 1978). Cette espèce a émis des rejets dès 1978, il était possible d'observer des plantules en zone très touchée et même en zone totalement détruite en 1979 (transect 2). Elle recouvre actuellement presque tout le dôme, sauf dans les secteurs trop bouleversés : blocs de la fracture de juillet 1976, grosses coulées de boue du flanc W, secteur aux vents du plateau sommital balayé par la fumerolle Napoléon (Pl. 5*d*).

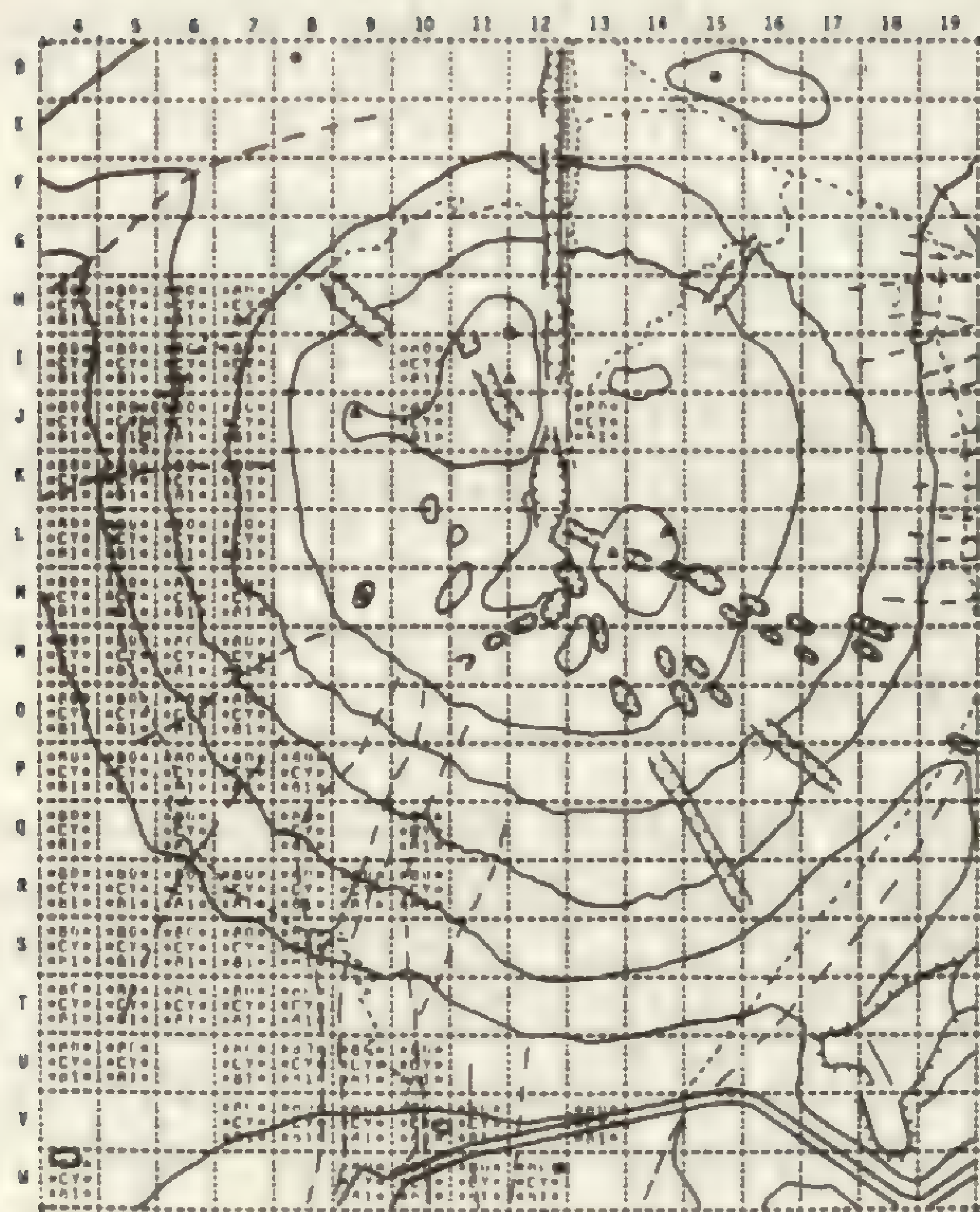
Cyrilla racemiflora : Cette Cyrillacée, fondamentalement forestière, est un petit arbre pouvant atteindre une quinzaine de mètres de hauteur ou un arbuste de 1-2 m en montagne. Elle possède des feuilles vert clair, groupées au sommet des rameaux, allongées (5-10 × 1-2,5 cm) à nervures finement réticulées, des petites fleurs blanches disposées en racèmes denses allongés, plus longs que les feuilles axillantes. Cette espèce circumcaraïbe n'a jamais été récoltée en Martinique.

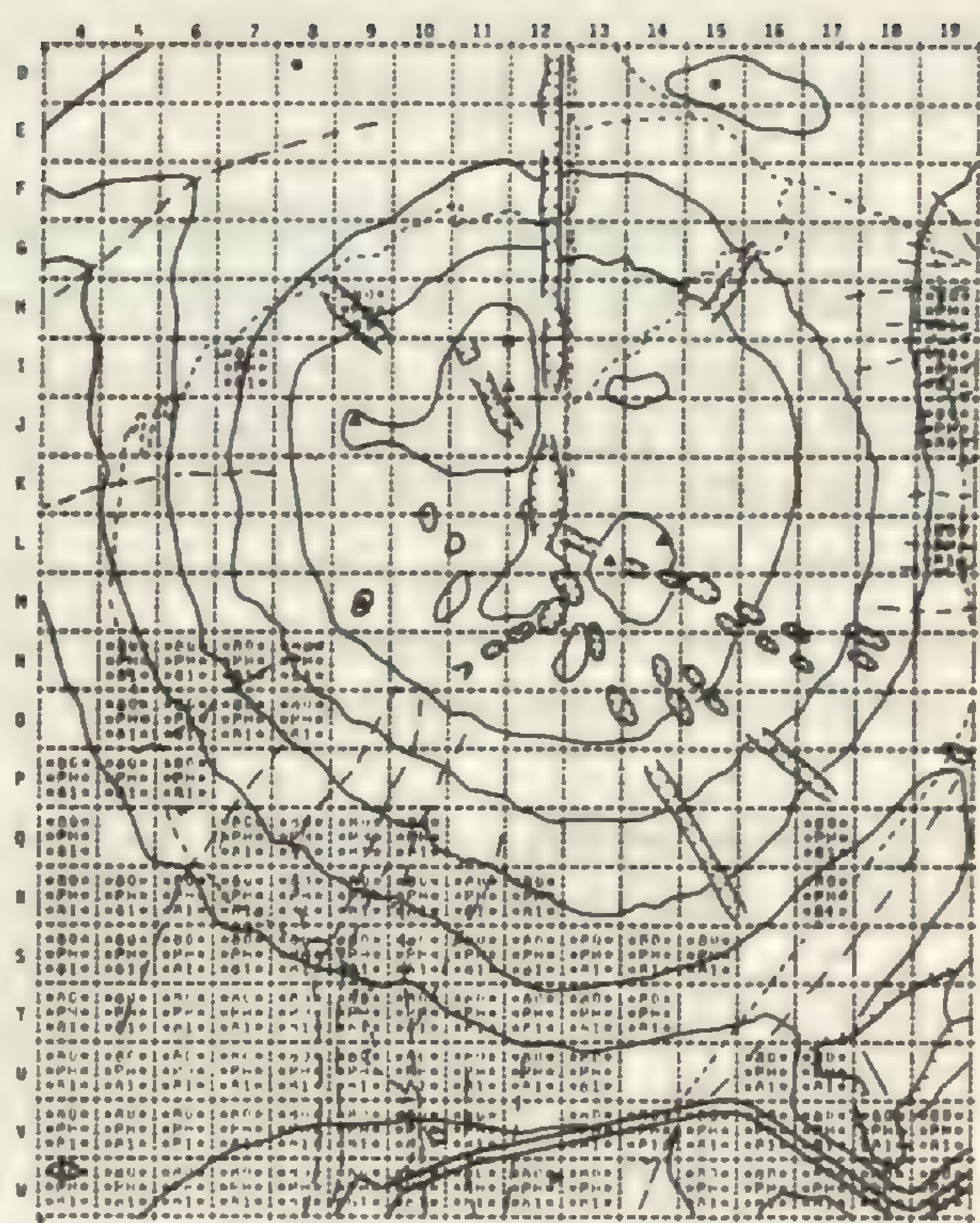
Avant 1976, elle couvrait tout le flanc W (sous le vent) depuis la Savane à Mulets jusqu'au plateau sommital. Elle n'a été éliminée par les événements de 1976-77 que dans les secteurs les plus dégradés, c'est-à-dire le long des lahars du flanc SW et entre les cotes 1300-1350 et 1450 m. La récupération de cette espèce s'est effectuée surtout par rejets. Depuis 1978, l'étendue de ses populations ne s'est que très peu modifiée et maintenant l'aire de cette espèce sur la Soufrière est scindée en deux parties : plateau sommital en zone très touchée sous le vent et base du dôme dans le secteur de la Savane à Mulets (Pl. 6*a*).

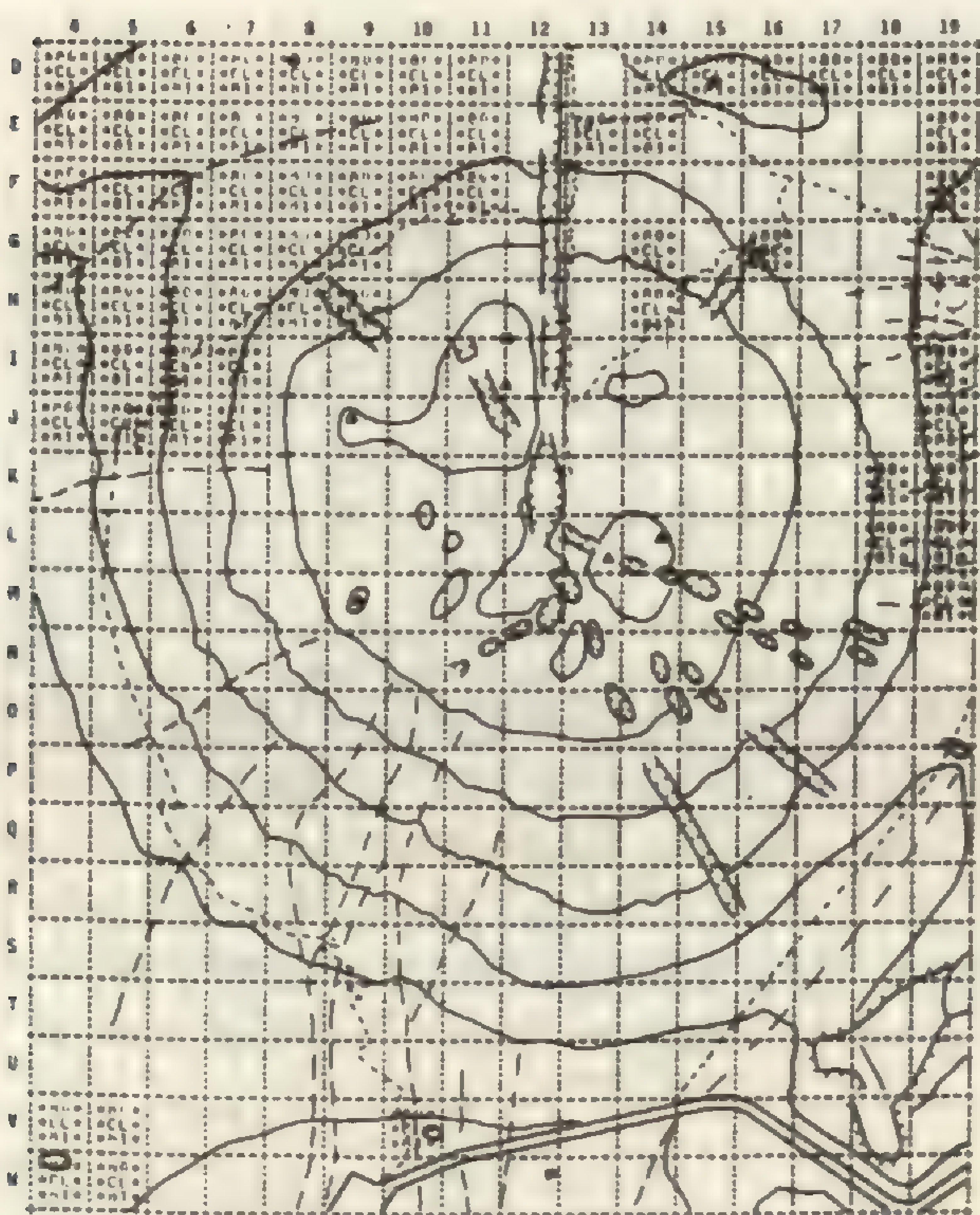
Philodendron giganteum : Épiphyte en forêt et saxicole en altitude, à tige de 0,50-2,50 m de longueur, à gros pétiole de 0,60-1,50 m de longueur et limbe cordé-ové de 0,50-1,20 × 0,35-0,90 m. Cette espèce des Petites Antilles se trouvait sur la Soufrière en forêt de transition et dans le *Clusietum* strictement sous le vent, c'est-à-dire dans une région englobant la Savane à Mulets et la vallée de la Matylis. *P. giganteum* a bien résisté aux phénomènes volcaniques de 1976-77 (Sastre, 1978) et n'a réellement été détruit que dans les secteurs les plus dégradés (fractures de 1976 principalement). Depuis 1978, l'étendue de ses populations ne s'est que très peu modifiée (Pl. 6*b*).

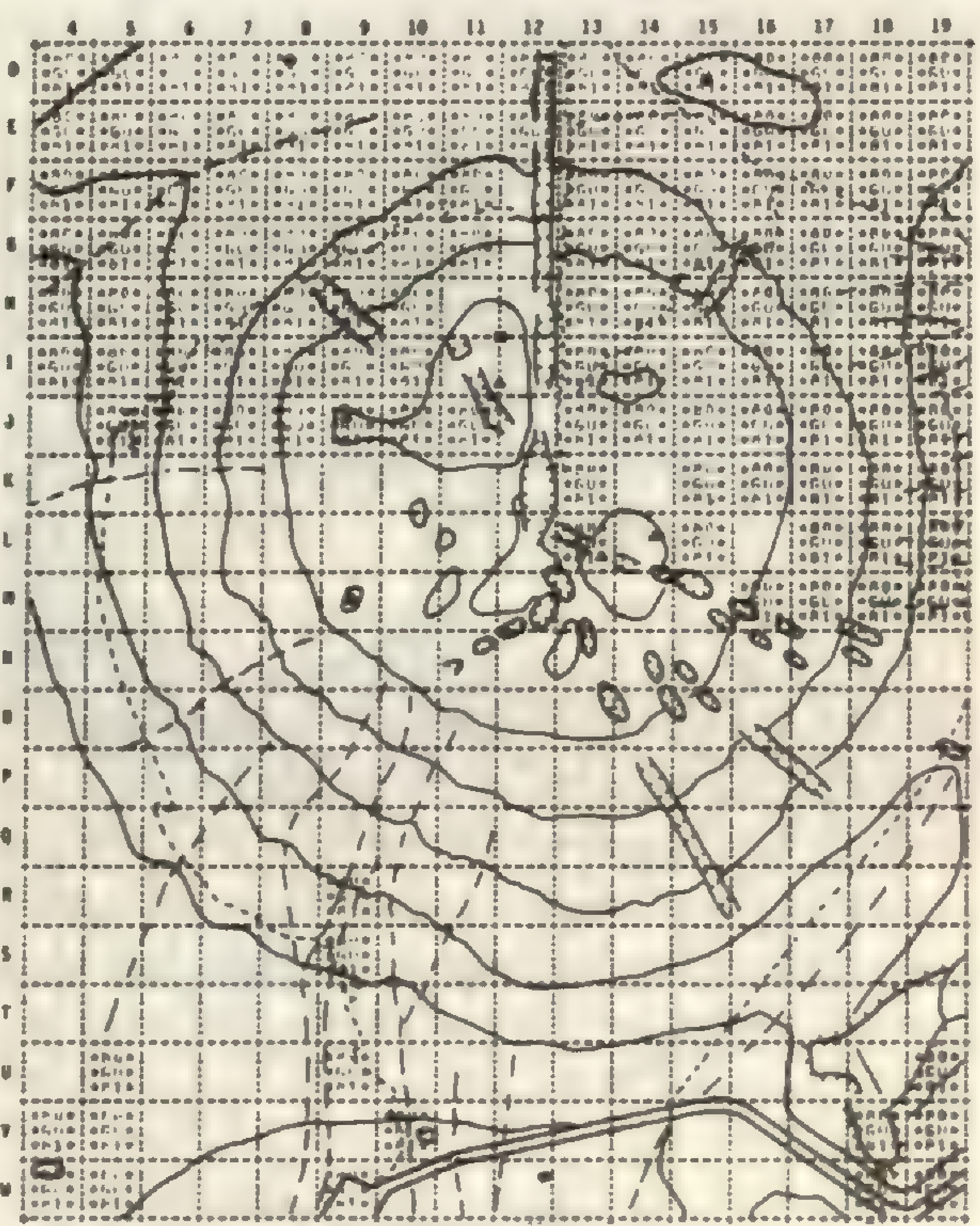
Clusia mangle : Arbrisseau ou petit arbre de 1-3,5 m de hauteur selon l'exposition aux vents, très rarement épiphyte, racines adventives nombreuses arquées, feuilles coriaces, très épaisses, opposées de 10-25 × 8-20 cm, fleurs en panicules terminales de 30-40 cm de longueur, corolle de 4 pétales blancs, fruits jaunâtres de la grosseur d'une petite olive.

Cette espèce des Petites Antilles (Guadeloupe, Dominique et Martinique) est caractéristique du *Clusietum* défini par Stehlé en 1935. Elle recouvrait tout le dôme des secteurs sous le vent depuis la Fracture du Nord jusqu'à la vallée de la Matylis. Elle a été éliminée en 1976-77 des secteurs entièrement détruits et très touchés à l'exception du rocher de la Vierge situé près du parking de la Savane à Mulets, où un seul pied est resté vivant. Cette







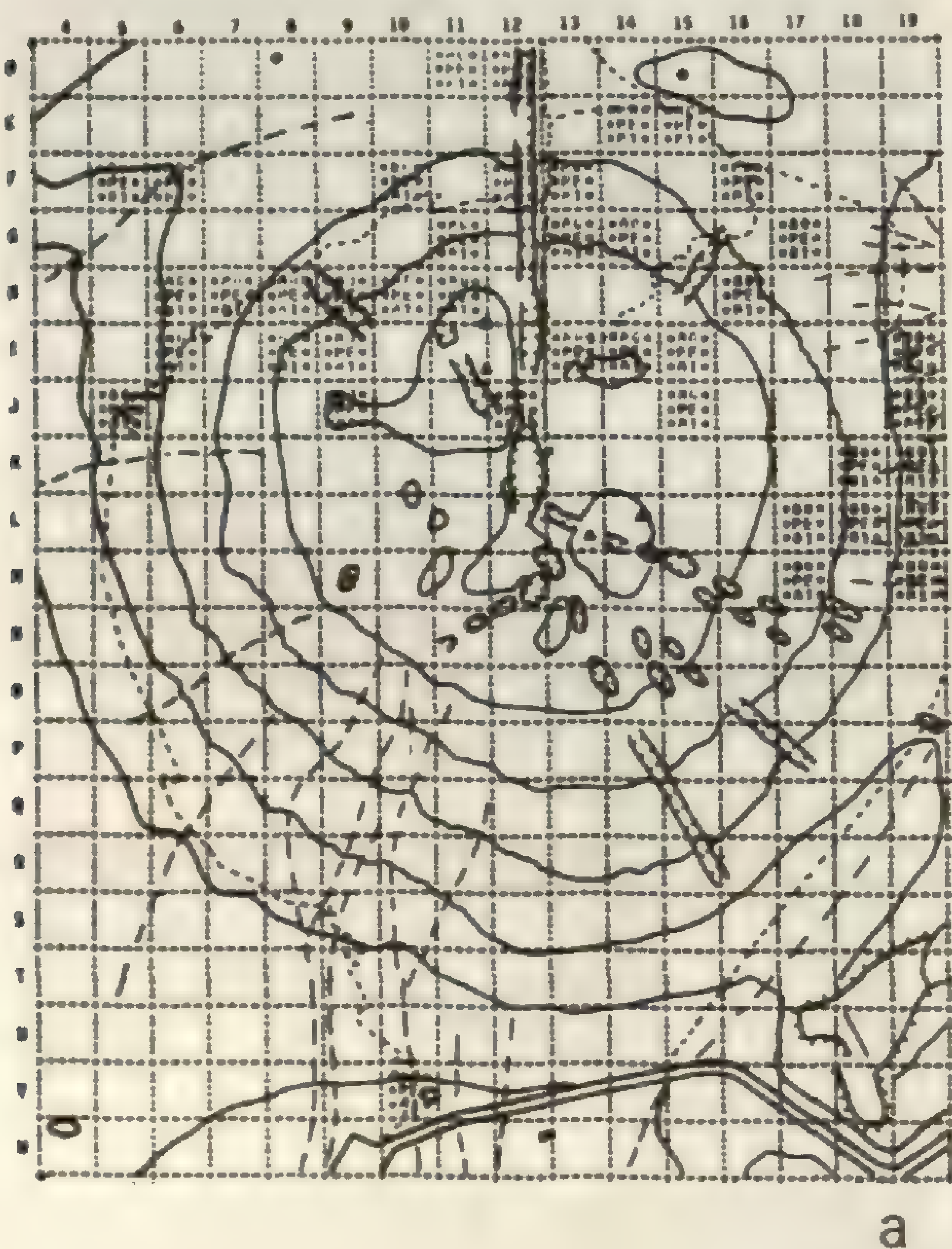


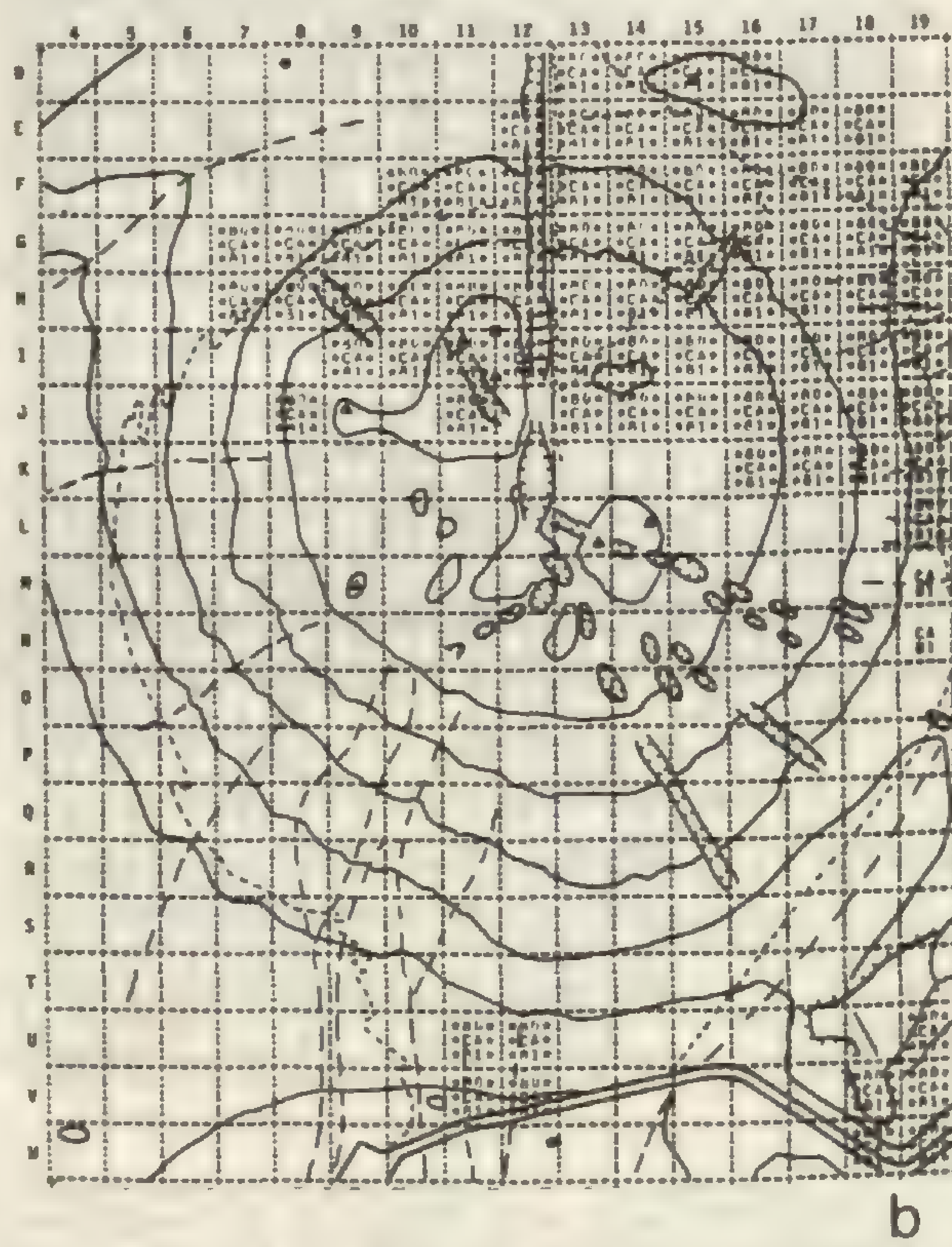
Pl. 6. — Répartition sur le dôme de la Soufrière de : **a**, *Cyrilla racemiflora* ; **b**, *Philodendron giganteum* ; **c**, *Clusia mangle* ; **d**, *Guzmania plumieri*. Dans les mailles où le taxon est présent, figure, outre son sigle, l'année de son observation (80 pour 1980, 81 pour 1981).

espèce est caractéristique des secteurs intacts et peu touchés. Mise à part l'émission de quelques rejets en zone peu touchée, l'aire de *C. mangle* sur la Soufrière n'a que très peu évoluée depuis 1977 (Pl. 6*c*).

Guzmania plumieri : Broméliacée terrestre haute de 80-100 cm, pouvant former des populations denses sur les sommets volcaniques antillais. Feuilles disposées en rosettes, à base imbriquée formant une « citerne » au centre. Inflorescence de 30-40 cm de hauteur avec des fleurs à pétales jaunes, graines pileuses à la base. Cette espèce se trouvait sur tout le dôme en 1976, formant des populations d'autant plus pures qu'elles se situaient en exposition ventée. Vis à vis des phénomènes volcaniques de 1976-77, elle a eu un comportement semblable à celui de *C. mangle*. Comme cette dernière espèce, elle ne se trouve pratiquement plus qu'en zone peu touchée et en zone intacte (Pl. 6*d*).

Peperomia tenella : Pipéracée épiphyte en forêt d'altitude et dans le *Clusietum*, saxicole dans le *Sphagnetum*. Herbacée à tige simple ou ramifiée, radicante à la base, dressée, haute de 2-3 cm, à feuilles alternes elliptiques de 10-17 × 5-7 mm, épis filiformes de 25 mm de longueur. Cette espèce des petites Antilles et des montagnes vénézuéliennes couvrait l'ensemble du dôme en 1976. Elle a entièrement disparu des secteurs très touchés et entièrement détruits sauf dans une petite région située près du rocher de la Vierge. Depuis 1977, l'effectif de ses populations a légèrement augmenté à la suite de l'envahissement du *Sphagnetum* dans les zones peu touchées (Pl. 7*a*).





Pl. 7. — Répartition sur le dôme de la Soufrière : de **a**, *Peperomia tenella* ; **b**, *Campylopus richardii*. Dans les mailles où le taxon est présent, figure, outre son sigle, l'année de son observation (80 pour 1980, 81 pour 1981).

Campylopus richardii Brid. (= *Thysanomitrium richardii* (Brid.) Schwagr.) : Dicranacée terricole de l'étage supérieur des Antilles, de l'Amérique Centrale et du Sud. Le genre *Campylopus* est fréquent sur les sommets antillais, par exemple, Portecop cite *C. nanofilifolius* (Muell.) Par. (mis en synonymie par Frahm avec *C. filifolius* (Hornsch.) Mitt) comme caractéristique de la végétation tropicale de montagne en Martinique.

Cette espèce, dont le type fut récolté par L. C. Richard « *in monte sulphurigero* », était fréquente sur les flancs de la Soufrière et de l'Échelle à partir de 600 m d'altitude. Elle a eu un comportement à peu près identique à celui de *Peperomia tenella* vis à vis des derniers phénomènes volcaniques, bien qu'elle ait mieux récupéré, si on en juge par ses populations de la Savane à Mulets (Pl. 7*b*).

Étude quantitative par maille

Comparons maintenant la composition quantitative des mailles afin de dégager une image de l'évolution de la végétation du dôme, quatre ans après l'éruption.

La planche 8 représente la variation du nombre de mailles en fonction du nombre des espèces présentes pour 1980 et 1981. L'observation de ces courbes permet de décrire l'évolution de la végétation et suggère les remarques suivantes :

— Il y a au maximum 11 espèces par maille sur les 14 retenues. Le choix ayant porté sur des espèces représentant des milieux différents explique que certaines espèces s'excluent l'une l'autre. Un nombre élevé d'espèces correspond donc à des mailles très hétérogènes où il y a une forte compétition entre les espèces.

— Le nombre des mailles ayant plus de 4 espèces ne varie pas significativement d'une année à l'autre, ce qui montre l'absence d'évolution pendant cette période dans la végétation déjà établie.

— Par contre c'est dans les zones où la végétation était la plus détruite que la récupération est la plus active car de 1980 à 1981, les mailles sans espèce disparaissent, celles à une ou deux espèces diminuent tandis que corrélativement le nombre des mailles à trois espèces augmente fortement.

En observant la courbe *b* (Pl. 8), où le nombre de mailles est exprimé en fonction de fréquences relatives cumulées, on se rend compte que, globalement, l'ensemble des mailles a peu évolué entre ces deux années. La médiane (50 %) se situe vers 4 espèces par maille, le premier quartile (25 %) entre 2 et 3 espèces, le 3e quartile (75 %) entre 5 et 6. Nous avons utilisé ces valeurs pour procéder à un regroupement de mailles en 3 lots dont nous pouvons voir la distribution sur le terrain grâce à la carte de la planche 9. Sur celle-ci, les mailles blanches possèdent moins de trois espèces, les grises entre 3 et 5, les plus sombres, plus de 5 espèces. Pour chaque maille, le nombre situé en haut et à gauche est celui des espèces présentes en 1980, le chiffre de droite indique le nombre d'espèces supplémentaires en 1981.

Sur cette carte, nous observons :

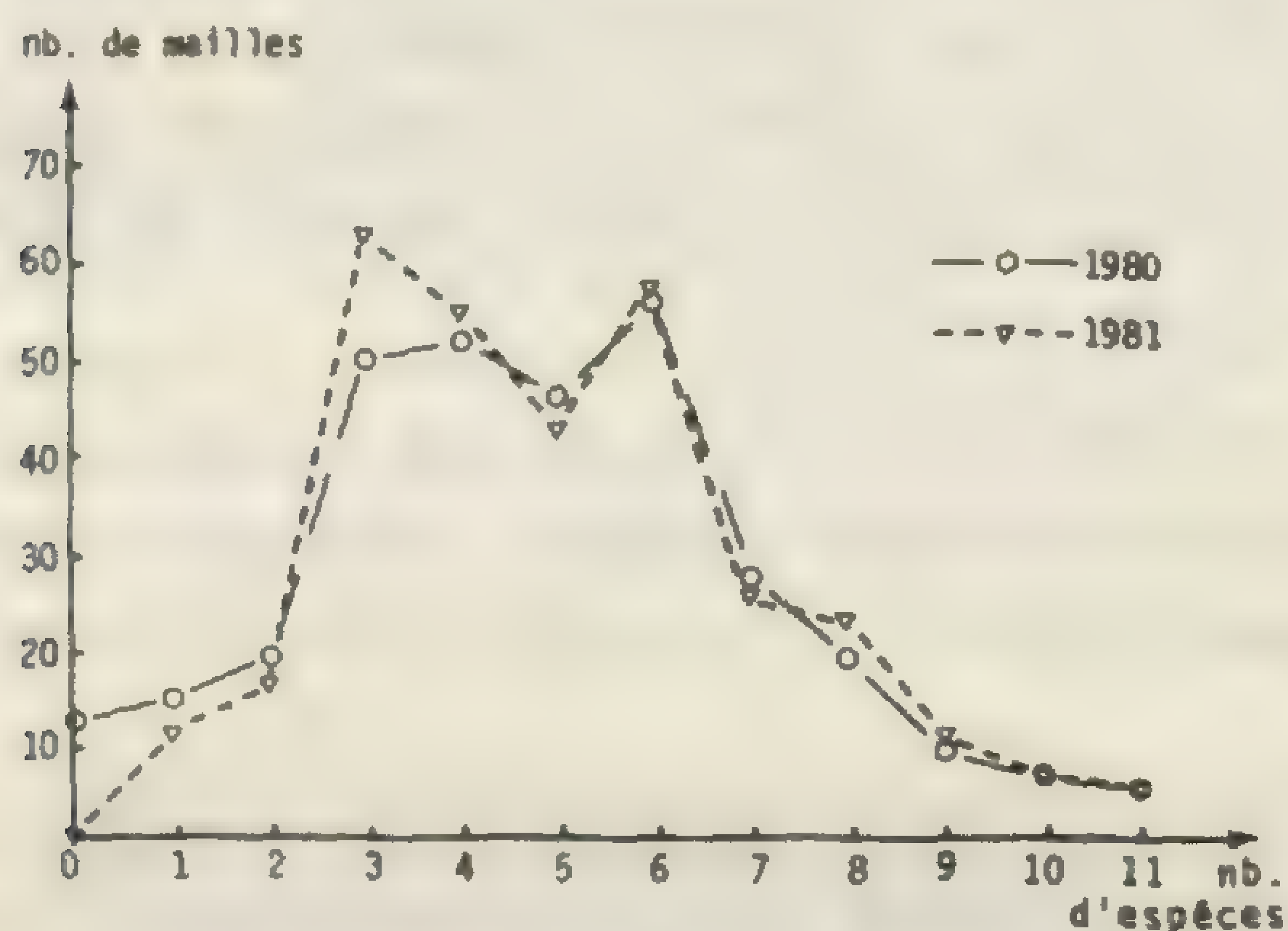
a) Vers le centre, une plage blanche orientée NW-SE avec les fractures de 1976, le cratère Napoléon, le goufre Dupuy et le Jardin L'Herminier. Cela correspond dans le sec-

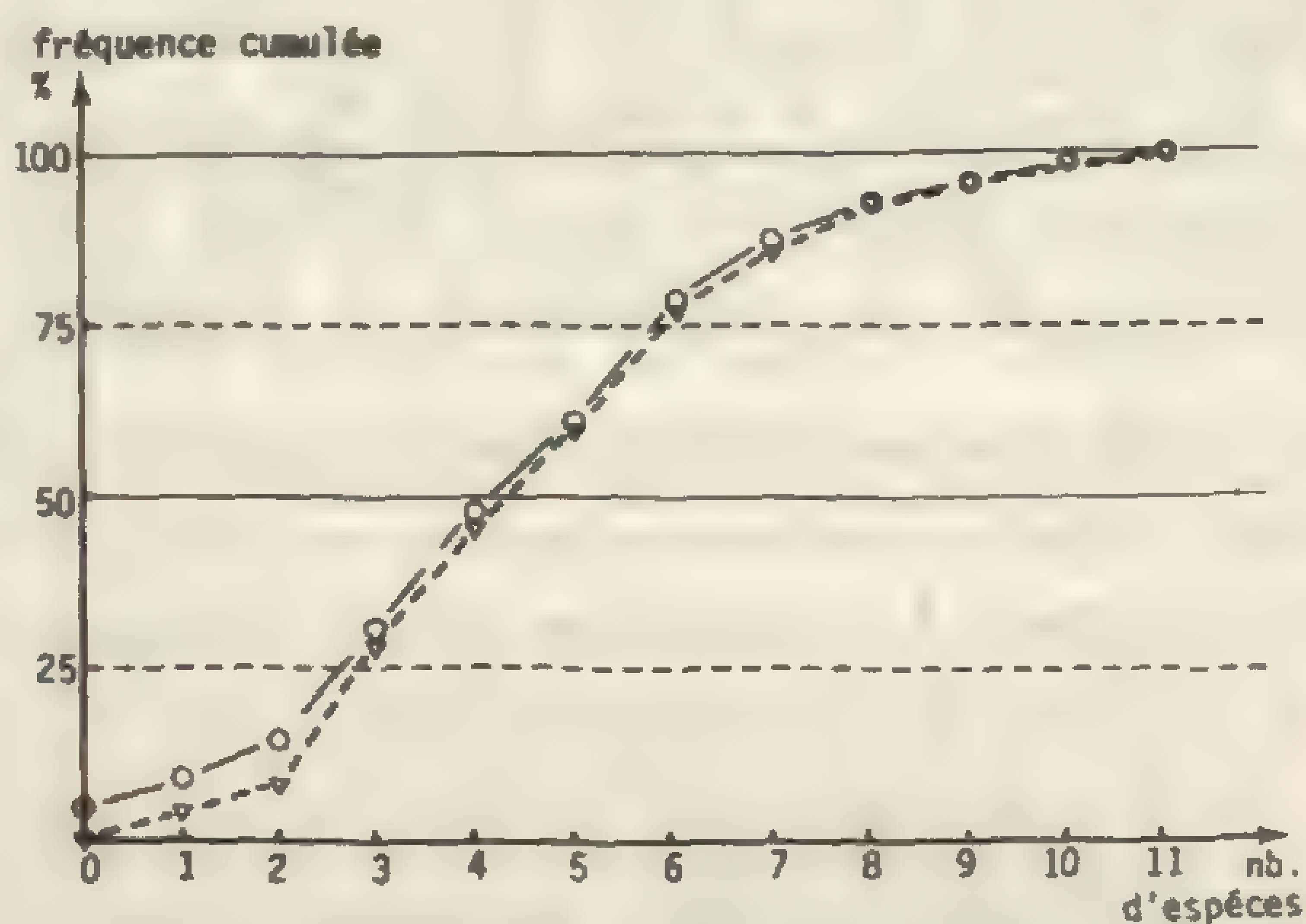
teur totalement détruit à un sous-secteur dont la végétation n'a montré que quelques signes de récupération seulement en 1980, grâce presque exclusivement à des Cryptogames. Parmi ces dernières *Jungermannia succulenta* a joué un rôle important. Localement elle est accompagnée depuis 1981 par quelques pieds isolés de *Machærina restioides*.

b) Par rapport à cette zone, un secteur périphérique à 3-5 espèces particulièrement étendu vers la vallée de la Matylis. Il correspond dans la zone totalement détruite à un 2e sous-secteur qui a été moins dégradé que le premier ; de nombreux végétaux s'y sont maintenus et ont émis de nombreux rejets (*Philodendron*, *Pitcairnia*) tandis que d'autres s'y sont rapidement installés à partir de diaspores.

La différence de reprise de la végétation dans la zone totalement détruite a permis de révéler deux sous-secteurs inégalement touchés.

c) Vers le Nord, 3 autres secteurs à 3-5 espèces : le Morne Amic, la partie située au N de la Piste de l'Est et les sources du Carbet.





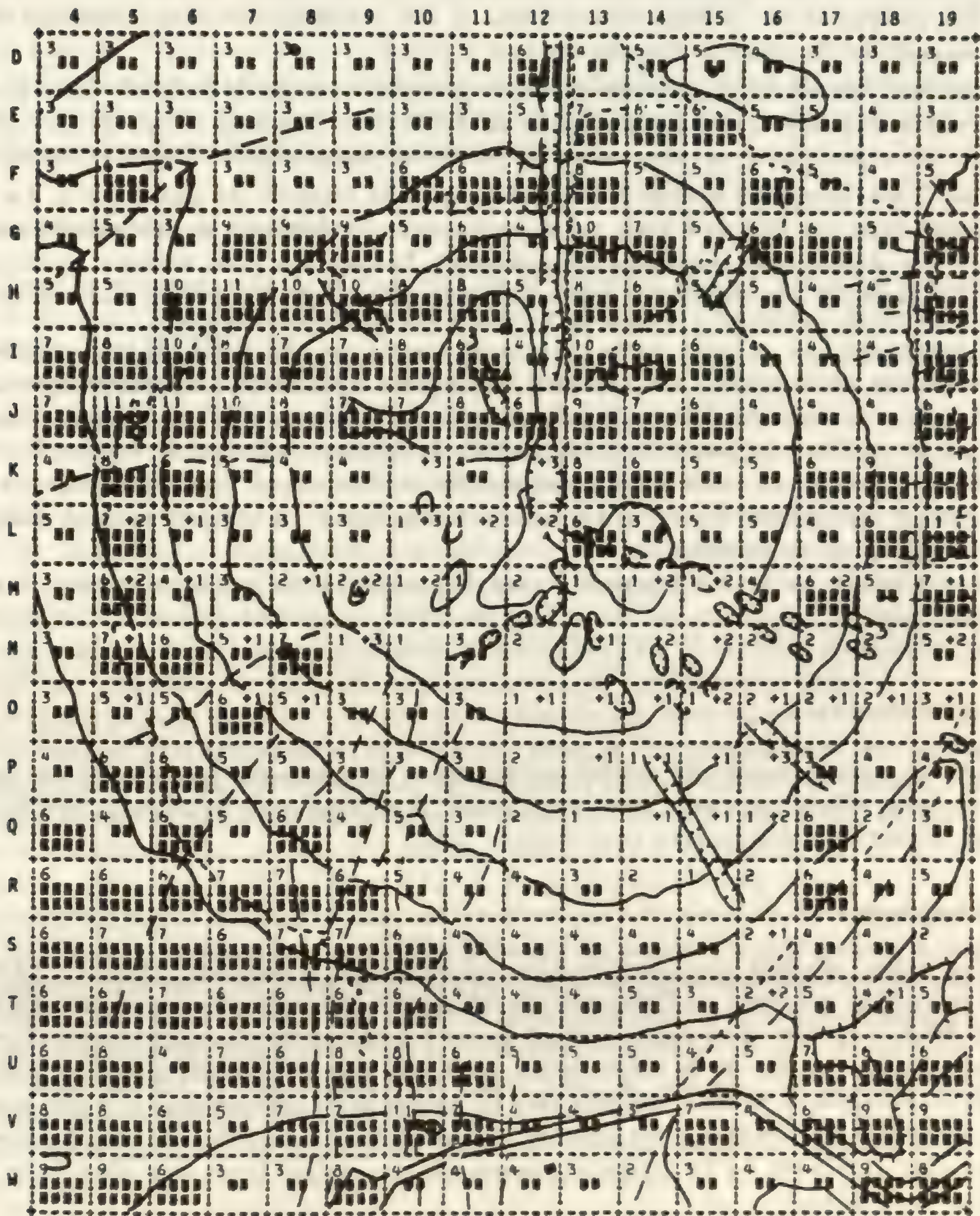
Pl. 8. — Comparaison entre 1980 et 1981 de la distribution du nombre des mailles, exprimé par la fréquence absolue (**a**) et par la fréquence relative cumulée (**b**), en fonction du nombre d'espèces présentes.

Si nous observons les cartes de distribution spécifique, nous remarquons que la composition floristique de ces secteurs, fondamentalement différente de la zone centrale, comprend principalement des espèces climaciques.

Floristiquement, ils montrent quelques variantes liées sûrement à l'exposition aux vents. Sur le Morne Amic, crête au vent et au N de la Piste de l'Est, *Guzmania plumieri* domine. Les pieds de *Clusia mangle* y sont rabougris et même absents au Nord de la piste de l'Est, ce qui permet le maintien dans ces secteurs exposés au vent, d'*Isachne rigidifolia*.

Au niveau des sources du Carbet, la situation change car nous nous trouvons non sur une crête, mais sur une pente. Au dessous de 1250 m, la situation relativement abritée des vents favorise une végétation haute (2-3 m), arbustive, défavorable à *Isachne rigidifolia*. Au-dessus de 1250 m, les formations à *Clusia* sont relayées par celles à *Didymopanax attenuatus*, plus basses mais aussi touffues, donc aussi défavorables à *I. rigidifolia*. Ceci explique donc l'absence de cette espèce dans le secteur des sources du Carbet.

Les espaces à roches affleurantes sont habités principalement par des Bryophytes



Pl. 9. — Répartition sur le dôme des mailles regroupées suivant leur nombre d'espèces en 1980. Dans les mailles ayant plus de 6 espèces figurent 8 points noirs ; dans celles ayant entre 5 et 3 espèces, 2 points noirs ; celles ayant moins de 3 espèces sont vides. En haut à gauche de chaque maille est indiqué le nombre d'espèces en 1980, suivi, éventuellement, du nombre des espèces apparues en 1981.

dont *Campylopus richardii* et *Sphagnum spp.* souvent associées à *Pitcairnia bifrons* et localement à *Peperomia tenella.*

d) En périphérie de la couronne centrale à 2-5 espèces, une zone circulaire à 6-11 espèces constituée de deux sous-secteurs :

— au Sud, Morne Mitan, Savane à Mulets jusqu'à la ravine Marchand. La végétation plus ou moins dégradée après les éruptions de 1976-77 se compose d'espèces autochtones émettant des rejets ou/et se réinstallant à partir de diaspores et d'espèces allochtones.

— au Nord, depuis la ravine Marchand jusqu'à la fracture de juillet 1976. La végétation située dans des régions à forte pente (y compris des falaises) ou/et dans des secteurs intéressés par d'anciennes éruptions (Éboulement Faujas) ne peut trouver un équilibre stable. Ceci entraîne un mélange d'espèces climaciques et de pionnières autochtones.

En conclusion, les courbes de la planche 8 peuvent se découper en trois parties. La première (moins de 3 espèces), ascendante, correspond au secteur totalement détruit que la végétation commence seulement à coloniser sporadiquement. La deuxième (entre 3 et 5 espèces), en plateau, regroupe deux ensembles de mailles : celles où la végétation est en phase de récupération et celles où au contraire la végétation, en équilibre, peut être considérée comme climacique. Enfin, la troisième, descendante, où la forte richesse floristique révèle une flore non en équilibre.

On peut penser qu'avec le temps il y aura disparition de la première partie puis réduction de la troisième.

Étude qualitative

Après le regroupement des mailles en fonction, uniquement, du nombre des espèces présentes, nous allons comparer leur composition floristique pour réaliser la synthèse des cartes de répartition des espèces pour l'année 1981.

Méthodologie

Nous avons effectué une classification hiérarchique ascendante (Jambu, 1978) des mailles suivant la présence ou l'absence des 14 espèces retenues. La métrique utilisée fut celle du Khi^2, le critère d'agrégation étant la maximisation du moment centré d'ordre 2. Pour que chaque maille ait le même poids quel que soit le nombre d'espèces présentes, nous avons dédoublé le tableau des données en créant des « anti-espèces ». Ainsi, pour une maille, on notera 0 si l'espèce e est absente et 1 pour l' « anti-espèce » e- et à l'inverse 1 si e est présente et 0 pour e-. La fréquence marginale de chaque ligne sera donc pour toutes les mailles égale à 14.

Ce traitement permet de regrouper, à un niveau de dissemblance satisfaisant, les mailles en 9 classes qui se rassemblent entre elles suivant l'arborescence de la planche 10.

En étudiant la composition floristique de chaque classe, il est possible de mettre en évidence les espèces qui les caractérisent. Ainsi pour chaque espèce, nous avons calculé sa fréquence relative de présence dans chacune des classes par rapport au nombre de mailles regroupées dans la classe correspondante. Puis nous avons exprimé cette fréquence par

rapport à l'ensemble des fréquences obtenues pour les 9 classes par un taux de fréquence relative (TFR). Plus la valeur du TFR est élevée, plus la liaison entre la classe et l'espèce est forte (Baudoin & al., 1979).

La planche 10 présente ces différentes liaisons suivant 4 classes de TFR : forte pour un TFR supérieur à 30, moyenne entre 20 et 30, faible entre 10 et 20, nulle au-dessous de 10. Les espèces sont ordonnées de façon à mettre les plus fortes valeurs suivant la diagonale. Ceci rapproche celles à comportement voisin.

Description des groupements

Dans l'arborescence de la planche 10, on a associé à chaque classe un symbole différent. Il est alors possible de repérer les mailles regroupées à la même classe et d'en faire la cartographie (Pl. 10 et 11).

Le regroupement 1 figuré par un carré noir correspond à une situation climacique exposée modérément au vent avec comme espèces principales *Guzmania plumieri* et *Clusia mangle*. Le faible développement de ce dernier permet le maintien d'*Isachne rigidifolia*.

Le regroupement 2 figuré par un carré blanc correspond à une situation climacique semblable à la précédente avec des interruptions dues à des affleurements rocheux favorisant les Bryophytes (*Sphagnum*, *Campylopus*) et permettant aussi à quelques Phanérogames pionnières de se maintenir telles que *Pitcairnia bifrons* et *Gaultheria swartzii*. Localement (maille G9) *Ischæmum latifolium* suit le sentier ou profite des quelques éclaircies provoquées par les éruptions en zone peu touchée (I4, I5 et J5). Les mailles bien abritées du vent (H4, H5, I4, I5 et J4) sont favorables à *Cyrilla racemiflora*.

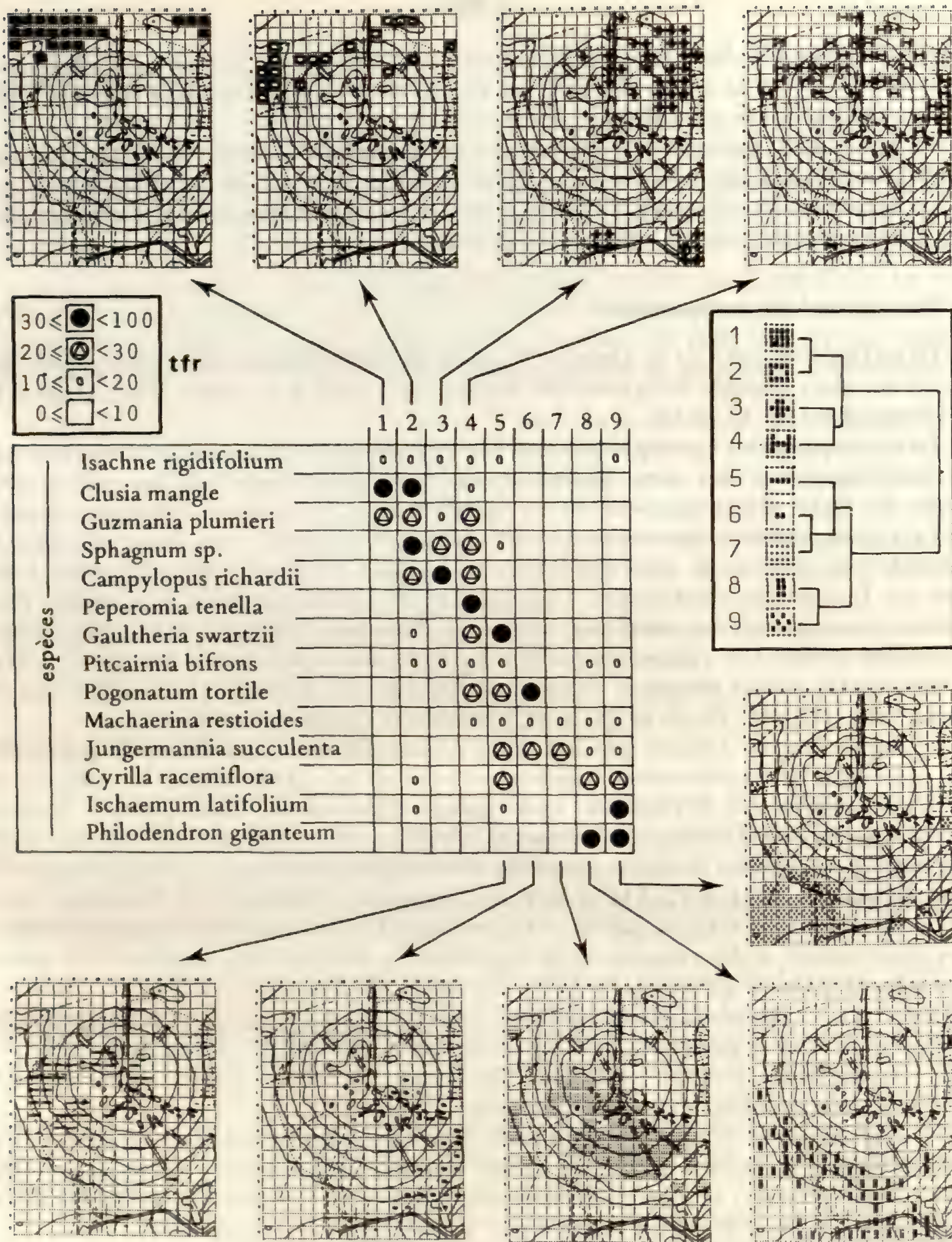
Le regroupement 3 figuré par une croix correspond dans la partie nord à une situation climacique particulièrement exposée au vent et où prédominent les affleurements rocheux favorables aux Bryophytes. Ceci explique l'absence de *Clusia mangle*, *Gaultheria swartzii*, *Cyrilla racemiflora* et de *Ischæmum latifolium*. Dans la partie sud, un petit secteur relativement protégé des dernières éruptions volcaniques se caractérise par la présence dans toutes les mailles (U11, U12, V11 et V12) de *Campylopus richardii* et de *Pitcairnia bifrons*.

Le regroupement 4 figuré par un « H » correspond à la majorité de la zone peu touchée et en zone intacte, à des secteurs où la végétation se présente non stabilisée à la suite de phénomènes naturels antérieurs à 1976 (ouverture de l'éboulement Faujas, glissements de terrain). Ceci explique la relative richesse floristique autochtone où se mélangent espèces climaciques et espèces pionnières. Dans la partie sud, la maille V10 correspondant au Rocher de la Vierge qui fut protégé grâce à un phénomène de falaise, possède une composition floristique caractéristique de ce regroupement.

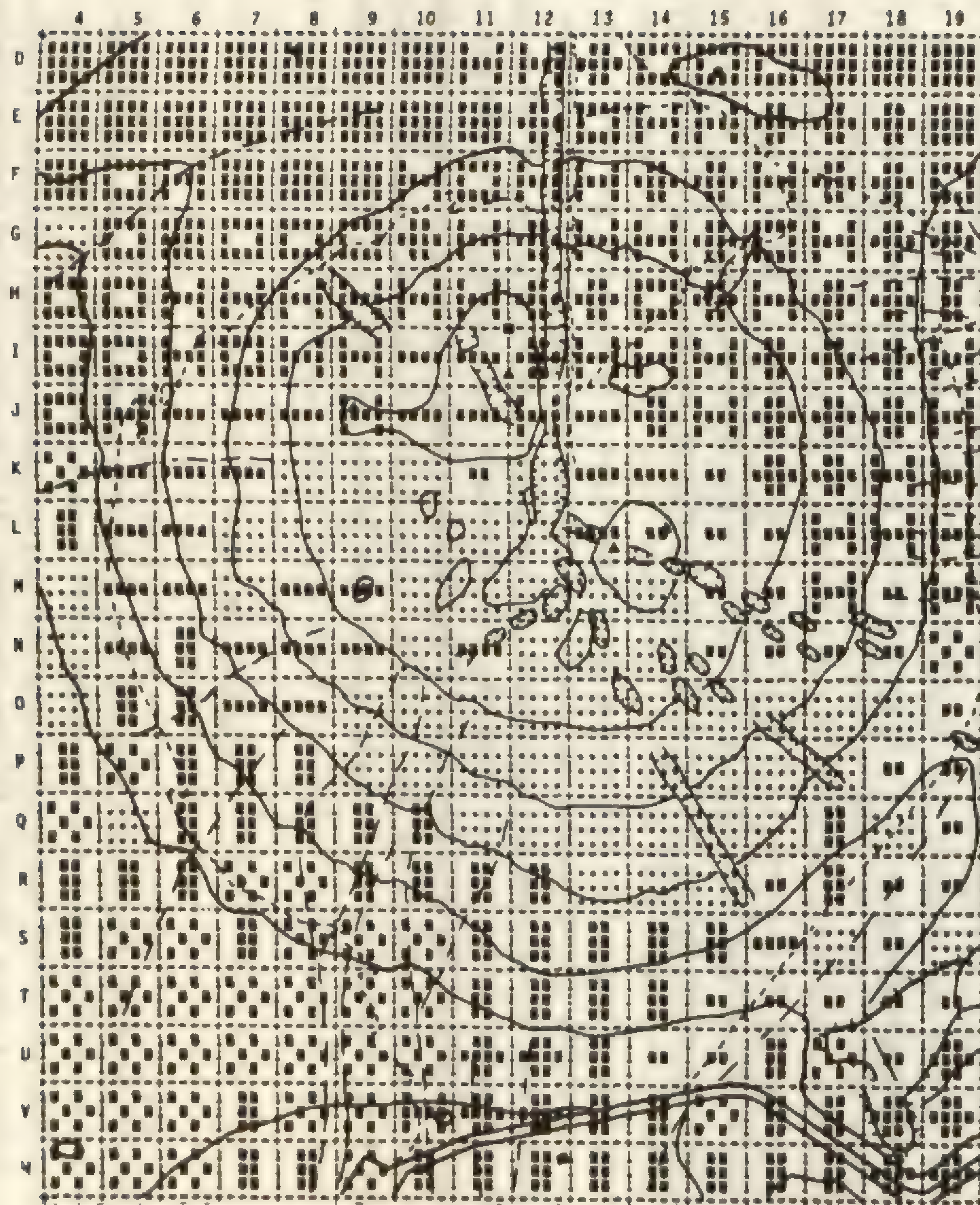
Le regroupement 5 figuré par un trait horizontal correspond dans la zone détruite et très touchée à un secteur protégé des vents favorable à une bonne reprise de *Gaultheria swartzii* (par diaspores) et de *Cyrilla racemiflora* (par rejets). *Pogonatum tortile* est favorisé par le talus longeant le sentier des Dames faisant office de microfalaise.

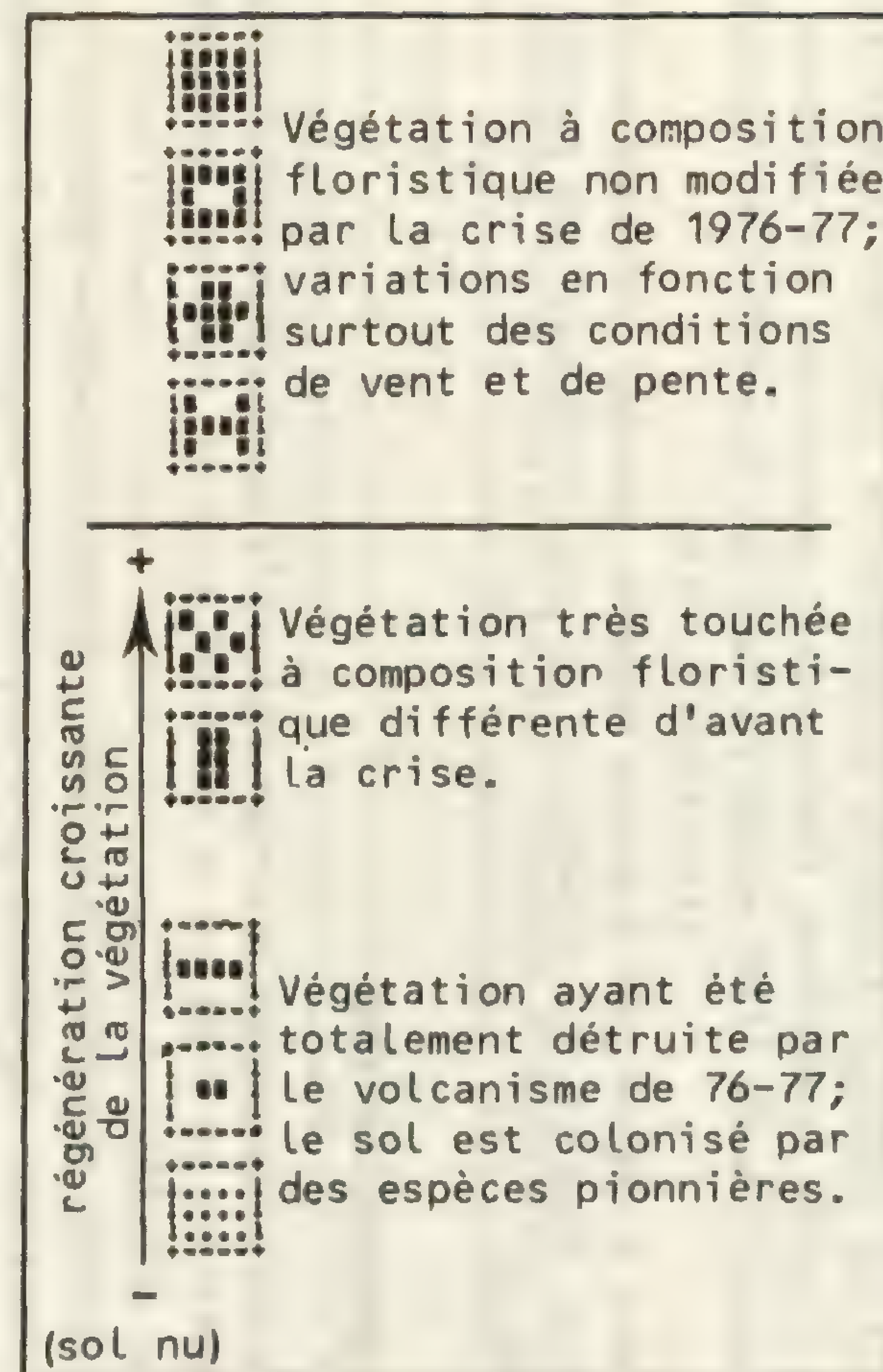
Le regroupement 6 figuré par deux points noirs centraux correspond dans la zone détruite aux secteurs des éboulements rocheux provoqués par les fractures de 1976 favorisant principalement *Pogonatum tortile*.

Le regroupement 7 figuré par un pointillé correspond aux secteurs les plus dégradés où domine *Jungermannia succulenta* accompagné localement par *Machærina restioides*.



Pl. 10. — Caractérisation spécifique et répartition sur le dôme des regroupements de mailles obtenus par une classification automatique des mailles d'après leur composition floristique. A droite, dendrogramme partiel montrant l'individualisation des 9 regroupements (repérés par un symbole différent) ; au centre, mise en évidence de la liaison espèce-regroupement suivant 4 classes du TFR (encadré de gauche).





Pl. 11. — Carte de l'état de la végétation en 1981, obtenue par l'analyse de la répartition de 14 espèces indicatrices. Signification des symboles contenus dans les mailles, cf. pl. 10.

Sur le flanc sud du Morne Amic, la maille G4 qui appartient à ce groupement, signale l'existence d'un glissement de terrain récent.

Le regroupement 8 figuré par une bande noire verticale, correspond à des secteurs où la végétation est un mélange d'espèces pionnières et d'espèces résistantes aux phénomènes volcaniques (*Cyrilla racemiflora*, *Philodendron giganteum*). La présence de ce regroupement en zone intacte (maille H19) révèle l'action des fumerolles du Carbet sur la végétation avoisinante.

Le regroupement 9, figuré par 6 points décalés, possède une composition floristique proche du précédent. Mais ici, les conditions un peu meilleures ont permis l'installation d'*Ischæmum latifolium*.

État de la végétation en 1981

La cartographie de l'ensemble des regroupements peut s'interpréter comme une carte de l'état de la végétation en 1981 où se trouvent mise en évidence les différentes étapes de sa régénération (Pl. 11).

Les regroupements se répartissent en deux grands ensembles dont un (regroupements 1, 2, 3, 4) correspond à une végétation pour laquelle la composition floristique est intacte. Dans l'autre ensemble, les regroupements 8 et 9 représentent une végétation dont la composition floristique a été quelque peu modifiée par les phénomènes volcaniques de 1976-77 ; les 3 autres (regroupements 5, 6, 7) rassemblent les mailles où la végétation fut totalement détruite et qui sont en cours de colonisation par des espèces pionnières.

La comparaison de cette carte avec celle du bilan de la végétation immédiatement après les éruptions (Pl. 3) montre que la végétation dans la zone peu endommagée a retrouvé une composition floristique semblable à celle d'avant les événements, et que la reconquête de la zone détruite se réalise au Sud et à l'Ouest de celle-ci, en dessous de 1300 m par des végétaux présents en zone très touchée, au-dessus mais plus sporadiquement, par des espèces de la zone intacte. Ces différences de colonisation s'expliquent par des variations écologiques naturelles (vent, pente) du milieu mais surtout par des manifestations volcaniques différentes. Sur le plateau sommital et sur le flanc sud-ouest, le sol est constitué d'une épaisse couche de blocs qui empêche l'installation des végétaux à l'exception des Cryptogames (Lichens, Algues, certaines Bryophytes). Dans les pentes pas trop fortes, au Sud et au Sud-Est du dôme, les cendres commencent à être suffisamment lessivées pour perdre leur toxicité et pour permettre l'installation de certaines Phanérogames.

CONCLUSIONS

L'étude des répartitions de cet échantillon d'espèces montre que chacune d'elles possède sa propre sensibilité vis-à-vis des divers phénomènes volcaniques. Par exemple, *Guzmania plumieri* s'est révélé vulnérable aux recouvrements par les « cendres » tandis que *Pitcairnia bifrons* a bien résisté. Réciproquement, la reconstitution du tapis végétal se réalise différemment en fonction des types de dégâts. Il apparaît ainsi, sur le dôme, des formations végétales de substitution qui évoluent dans le temps. Ces observations, asso-

ciées aux travaux des volcanologues et des pédologues, permettront de mieux comprendre les processus de colonisation et de survie de la végétation sur ce sommet antillais. Parallèlement, elles rendent compte, comme le suggérait Lacroix (1904), de l'évolution physico-chimique des phénomènes volcaniques de surface.

BIBLIOGRAPHIE

Baudoin, R., Bischler, H. & Jovet, S., 1979. — Exemple d'exploitation informatique des données sur la végétation hépaticologique méditerranéenne. *Informatique et Biosphère*, actes du 7e colloque : 127-142.

Baudoin, R., Charpentie, M. J., Portecop, J., Roquebert, M. F. & Sastre, C. (sous presse). — Effets du volcanisme sur la végétation de la Soufrière (Guadeloupe F.W.I.). *Bull. PIRPSEV*.

Bruet, E., 1950. — La Soufrière de la Guadeloupe, contribution à l'étude des édifices péléens. *Ann. Géophys.* 6 : 51-65.

Cabidoche, Y. M. & Clairon, M. (sous presse). — Perte de fertilité des sols liée aux dépôts de cendres volcaniques émises par la Soufrière de Guadeloupe (F.W.I.) en 1976-77. *Bull. PIRPSEV*.

Chevrier, R. M. & Le Guern, F., 1980. — Prélèvements et analyses des condensats de fumerolles sur volcans actifs : Soufrière de la Guadeloupe (1976-77), Pouzzoles et Vulcano (Italie) 1978. *Bull. PIRPSEV* 32 : 71-85.

Feuillard, M., 1981. — Le volcanisme de Guadeloupe. *Bull. APBG* 6 : 3-17.

Frahm, J. P., 1976. — Taxonomische Studien zur Gattung Campylopus III. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 42 : 891-908.

Goguel, J., 1977. — Le mécanisme des éruptions phréatiques dans l'activité volcanique. *C. R. Somm. Soc. Géol. Fr.* 5 : 277-279.

Howard, R. A., 1962. — Volcanism and vegetation in the Lesser Antilles. *Jour. Arnold Arb.* 43 : 279-314.

Howard, R. A., Portecop, J. & De Montaignac, P., 1980. — The post-eruptive vegetation of La Soufrière, Guadeloupe, 1977-1979. *Jour. Arnold Arb.* 61 : 749-764.

Jambu, M., 1978. — *Classification automatique pour l'analyse des données I : méthodes et algorithmes*, Dunod, 310 p., Paris.

Jolivet, J., 1958. — La crise volcanique de 1956 à la Soufrière de la Guadeloupe. *Ann. Géophys.* 14 : 305-322.

Jovet-Ast, S., 1952. — Sphaignes de la Guadeloupe. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 21 : 176.

Lacroix, A., 1903. — Sur l'état actuel de la Soufrière de la Guadeloupe. *C. R. Acad. Sc. Paris* 136 : 656-659.

Lacroix, A., 1904. — *La montagne Pelée et ses éruptions.* Tome I, Masson, 662 p., Paris.

Le Boucher, L., 1903. — *La Guadeloupe pittoresque*, Éd. Géogr. Marit. Colon., 258 p., Paris.

Le Guern, F., Bernard, A. & Chevrier, R. M., 1980. — Soufrière of Guadeloupe 1976-1977 Eruption. Mass and Energy Transfer and Volcanic Health Hazards. *Bull. Volcanol.* 43 : 577-593.

Leroy Andrews, A., 1941. — Notes on the Warnstorf sphagnum herbarium. III. The subgenus Inophloea in South America. *The Bryologist* 44 : 155-159.

Mercier, M., 1837. — Note sur la dernière éruption boueuse du volcan de Guadeloupe. *C. R. Acad. Sc. Paris* 4 : 651-654.

Paterne, M., 1980. — *Chronologie des éruptions du Massif de la Soufrière (Guadeloupe-Petites Antilles). Essai de comparaison des périodes d'activité volcanique de quelques grandes régions volcaniques.* Thèse 3e cycle, no 1606, Université de Bordeaux I. 165 p.

Portecop, J., 1978. — *Phytogéographie, cartographie écologique et aménagement dans une île tropicale. Le cas de la Martinique.* Thèse, Université de Grenoble.

Read, R. W., 1970. — Preliminary studies of Pitcairnia in Eastern Caribbean. *Phytologia* 19 : 170-280.

Robson, G. R. & Tomblin, J. F., 1966. — Catalogue of the active volcanoes of the world including solfatara fields. *Intern. Assoc. Volcan. Ed.* 20 : 18-22.

Sastre, C., 1978. — Plantes menacées de Guadeloupe et de Martinique. I : espèces altitudinales. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. Écologie générale, 42 : 65-93.

Schimper, A. F. W., 1890. — Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in der Flora Javas. *Monatsber. Berlin. Akad. Wiss.* 7.

Schnell, R., 1971. — *Le volcanisme et la végétation, in Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les milieux, les groupements végétaux.* Vol. 2. Gauthier Villars, pp. 503-951, Paris.

Stehlé, H., 1935. — *Flore de la Guadeloupe et Dépendances.* 1 : *Essai d'écologie et de géographie botanique*, 284 p., Basse-Terre, Guadeloupe.

Stehlé, H., 1938. — *Esquisse des Associations végétales de la Martinique*, 72 p., Fort-de-France, Martinique.

Stehlé, H. & M., 1958. — *Une excursion à la Soufrière*, 86 p., Basse-Terre, Guadeloupe.

Stehlé, H., 1979-1980. — Premières observations sur la reconstitution du tapis végétal sur le volcan de la Soufrière de Guadeloupe. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126, lettres bot. 3 : 349-359 ; 127, lettres bot. 2 : 159-168.

Thionville, C., 1931. — *La Guadeloupe touristique*, Imp. Veuve Léger, 317 p., Paris.

Van Der Wijk, R., 1967. — Index muscorum. *Regnum vegetabile* 48 : 1-604.

Westercamp, D., 1980. — Une méthode d'évaluation et de zonation des risques volcaniques à la Soufrière de Guadeloupe. *Bull. Volcanol.* 43 : 431-452.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 93-102.

Evolution of *Sida* L. (*Malvaceæ*) in West Africa

R. E. Ugborogho

Summary : The evolution and interrelationship between the different species of *Sida* L. in West Africa were considered. It was shown that the chromosome numbers and structure could be a contributive factor to the evolution of the genus. Other important factors which could have contributed to the high degree of variation and evolution of *Sida* are ecogeographic distribution, reproductive systems, gene recombination and natural selection through hybridization.

Résumé : L'évolution et les interrelations entre les différentes espèces de *Sida* L. d'Afrique Occidentale sont considérées. On savait que le nombre et la structure des chromosomes pouvaient être un facteur de l'évolution du genre. D'autres facteurs importants qui peuvent avoir contribué à faire parvenir le genre *Sida* à un haut niveau de variation et d'évolution sont : la répartition écologique et géographique, les systèmes de reproduction, les recombinaisons génétiques et la sélection naturelle par hybridation.

Réginald E. Ugborogho, Department of Biological Sciences, University of Lagos, Lagos, Nigeria.

INTRODUCTION

Sida L. is one of the most variable and widely distributed genera of the family *Malvaceæ* in West Africa. A detailed survey of *Sida* specimens in a number of herbaria in Africa, Europe and North America showed that the genus is mainly distributed in the tropical and warmer regions of the World. Similar observations have also been reported by several plant researchers like Oliver (1868), Hooker (1872), Gleason (1952) and Hutchinson (1967).

The long list of synonyms recorded in Index Kewensis and in my taxonomic papers (Ugborogho, 1980*a*, *b* & *c*) confirm the complex nature of this genus. Hooker (1872), in his Flora of Britich India, reported 80 species. Gleason (1952) reported 150 species which he described as natives of the tropical and warm-temperate zones of both hemispheres. According to Hutchinson (1967), there are 250 species of *Sida* distributed in America and warmer regions of both hemispheres. Hutchinson & Dalziel (1958) reported eleven species of this critical genus for West Africa. According to Ugborogho (1980*a*, *b* & *c*), all the eleven species reported by Hutchinson & Dalziel are widely distributed in Nigeria.

TABLE I : WEST AFRICAN COUNTRIES WHERE SIDA SPECIES WERE COLLECTED

Species \ Country	Sénégal	Gambia	Guinea	Sierra Leone	Liberia	Ivory Coast	Ghana	Togo	Bénin	Nigeria	Cameroun
1. *linifolia*	+ ●	+ ●	+ ●	+ ●	+ ●	+ ●	+ ●	●	+ ●	+ ●	
2. *cordifolia*	+ ●		+ ●	+ ●	+	●	+ ●	+ ●	+ ●	+ ●	●
3. *pilosa*				+ ●	+ ●	+ ●	+ ●	●	●	+ ●	+ ●
4. *urens*	+ ●			+ ●	●	●	+ ●	+ ●		+ ●	●
5. *spinosa*	+ ●	+ ●		+ ●			+ ●			+ ●	
6. *ovata*	+ ●					+				+ ●	
7. *rhombifolia* complex			+ ●	+ ●	+ ●		+ ●	+		+ ●	+ ●
8. *scabrida*				+ ●	+					+ ●	
9. *acuta* complex			●	+ ●	+	●	+ ●	+		+ ●	+ ●
10. *garckeana*				+	+					+ ●	

+ : Cited collections in Flora of West Tropical Africa by Hutchinson & Dalziel, 1958.

● : Collections studied by the Author at (K).

MATERIALS AND METHODS

In order to appreciate the complexity of this critical genus and thus suggest its possible origin and, or, the relationship between the species, all the specimens deposited in the following herbaria were studied : Ahmadu Bello University Herbarium, Zaria, Nigeria (HABU) ; BM ; CGE ; FHI ; Lagos University Herbarium, Lagos, Nigeria (LUH) ; MANCH ; OXF ; K ; LIV ; LIVU ; UCI ; IFE ; UNN.

Some varieties of the eleven *Sida* species in West Africa were also sent through the Keeper of the Herbarium of British Museum, or directly to me from the following herbaria : PH ; FBC ; G-DC ; CAL ; NAI ; L ; SOTON ; MHU ; HAW ; KHU ; FTG. Type specimens or phototypes were also studied at or received from the following herbaria : B ; C ; U ; MA ; LINN ; P ; LD.

Morphological date were obtained from both live plants and herbarium specimens. Observations on mitotic and meiotic chromosomes as well as hybridization experiments were carried out on live specimens from different parts of Nigeria and a few other countries including Sierra Leone and United States of America.

RESULTS AND DISCUSSION

As the results of this investigation reveal, *Sida* is wide spread in West Africa (Table 1). UGBOROGHO's (1978 ; 1980*a-d*) detailed studies on the biogeography and taxonomy of the species of *Sida* in Nigeria showed that the plants are widely distributed in that country. His observations which confirmed the high degree of variation exhibited by this genus in Nigeria is no doubt linked up with the presence of a large gene pool in the complex.

According to LÖVE & LÖVE (1966), investigation in biogeography in general and studies on the distribution of species in particular form one of the main pillars on which the theory of evolution rests. UGBOROGHO (1977) showed the importance of ecogeographic studies in the evolution of *Cerastium arvense* L. in North America. According to UGBOROGHO (1977), " in North America, the diploid fared better and simply moved up and down the continent with the changing climate. However, subsequent development of forest on the eastern side of the continent, and on the main mountain ranges of the West and Centre, has broken the distribution into a large series of isolated and often very small populations ". It could therefore be stated that distribution of *Sida* species into various ecological habitats in West Africa has contributed largely to the evolution of the genus which probably attained its distribution in that part of Africa during the early tertiary period.

Cytologically, *Sida* has four ploidy levels of chromosome complements in West Africa. These are $2n = 14$, 28, 32 and 56. The chromosomes are of about the same size in all the taxa except in *S. pilosa* where there is an appreciable variation in chromosome size. According to STEBBINS (1950), the commonest type of change in chromosome number found in the higher plants is polyploidy. This type of change is an irreversible one, so that in any polyploidy series, the oldest and most primitive members are those with the lowest chromosome numbers. He also stated that in many genera of higher plants, a change in chromosome number at diploid level may occur without multiplication of chromosome sets or even of whole chromosomes. Table 2 shows the summary of the cytological data of the Nigerian *Sida* species which are the representatives of all the known taxa of *Sida* in West Africa.

Table 2 : Summary of Cytological data of *Sida* species in Nigeria.

Taxon	Collector's No.	Origin	n	2n	×	Ploidy
1. *S. linifolia* Juss. ex Cav.	590	Calabar, Cross River state	7	14	7	Diploid
2. *S. cordifolia* L.	667	Badagry, Lagos state	14	28	7	Tetraploid
3. *S. pilosa* (Retz.) Ugbor.	663	Akoka, Lagos state	28	56	7	Octoploid
4. *S. urens* L.	493	Bauchi, Bauchi state	16	32	8	Aneuploid
5. *S. spinosa* (L.) Ugbor.	488	Zara Village, Kano state	14	28	7	Tetraploid
6. *S. ovata* Forskål	483	Nr. Gainawa Village, Kano state	14	28	7	Tetraploid
7. *S. rhombifolia* L. subsp. *rhombifolia*	357	Warri, Bendel state	7	14	7	Diploid
8. *S. rhombifolia* subsp. *retusa* (L.) Ugbor.	277	Epe, Lagos state	7	14	7	Diploid
9. *S. rhombifolia* subsp. *alnifolia* (L.) Ugbor.	179	Lagos, Lagos state	14	28	7	Tetraploid
10. *S. scabrida* Wight & Arnott	315	Badagry, Lagos state	14	28	7	Tetraploid
11. *S. acuta* Burman f. subsp. *acuta*	318	Badagry, Lagos state	14	28	7	Tetraploid
12. *S. acuta* subsp. *carpinifolia* (L. f.) Borssum Waalkes	578	Calabar, Cross River state	14	28	7	Tetraploid
13. *S. garckeana* Polak.	666	Akoka, Lagos state	14	28	7	Tetraploid

Considering the number (Fig. 1), morphology and sizes of the chromosomes in the species of *Sida* in Nigeria which are representative specimens of the species in West Africa, one could suggest that the evolution of the different taxa of this critical genus is through polyploidy, mutation of chromosomes and genes and gene recombination. The three types of polyploidy could have come to play in the evolution of this genus. The three subspecies of *S. rhombifolia* have chromosomes of about the same size and morphology (Ugborogho, 1981). The tetraploid subspecies could have evolved from one of the diploid subspecies by autopolyploidy. *S. urens* has a mitotic chromosome number of 32. This is an increase of 4 chromosomes over the tetraploid species with $2n = 28$. Since the chromosomes are similar in size and morphology, *S. urens* could have originated from two or more tetraploid taxa with similar chromosome complements by aneuploidy. *S. pilosa*, an octoploid species, has chromosomes of about three different sizes ranging from about 1.5-3.5 μm. This is an indication that the species could have originated by allopolyploidy. In this case, hybridization and doubling of chromosomes could have involved two or more taxa with different chromosome sizes. Such taxa may probably include *S. cordifolia* with chromosome sizes of 3.0-3.5 μm, *S. spinosa* and *S. ovata* both with chromosome sizes of about 1.5-2.0 μm or any extinct species with chromosomes similar to those of the above species.

The genus *Sida* is very variable in its morphological character to such an extent that it is a taxonomic problem in West Africa as well as in several other parts of the world. This morphological variation has therefore made it difficult to trace the evolution of this genus.

From the results of the morphological investigations, the leaves have been found to be specially useful in differentiating the different taxa of *Sida*. The leaves of *Sida* show four distinct shapes — linear, cordate, rhombic and lanceolate — which are often modified by the environment (Ugborogho, 1980*e*). Consequently, the thirteen taxa of *Sida* treated here have been separated basically into four groups.

The first group is made up of a single taxon, *S. linifolia*. Because of the linear shape of the leaves, this taxon can be easily separated from the other taxa. This plant could have differentiated from the rest of the taxa at the early stage of the evolution of the genus.

The taxa in the second group with cordate leaves are different from each other in chromosome number, size and morphology and also in micro-morphological features. For example, of the five taxa in this group, *S. cordifolia* ($2n = 28$) has the largest stomata ($MM = 36.75$) followed by *S. pilosa* ($2n = 56$) with $MM = 33.00$, *S. urens* ($2n = 32$) with $MM = 30.66$, *S. ovata* ($2n = 28$) with $MM = 30.21$ and *S. spinosa* ($2n = 28$) with $MM = 26.55$. Also while *S. pilosa*, *S. urens* and *S. spinosa* have 5 carpels per fruit, *S. ovata* has between 6 and 9 carpels per fruit and *S. cordifolia* has between 9 and 11. From these results coupled with the differences in chromosome sizes and morphology, it could be concluded that the five species did not evolve directly from the same diploid ancestors.

The third group, also made up of only one species which has been divided into three subspecies, is characterized by rhombic leaves. Though these leaves may be modified by the environment, the rhombic shape of the leaf is usually shown at one stage or another in the life history of this complex species. This is an evidence of genetic relationship. Some micro-morphological features like stomata, anthers and pollen grains — which are

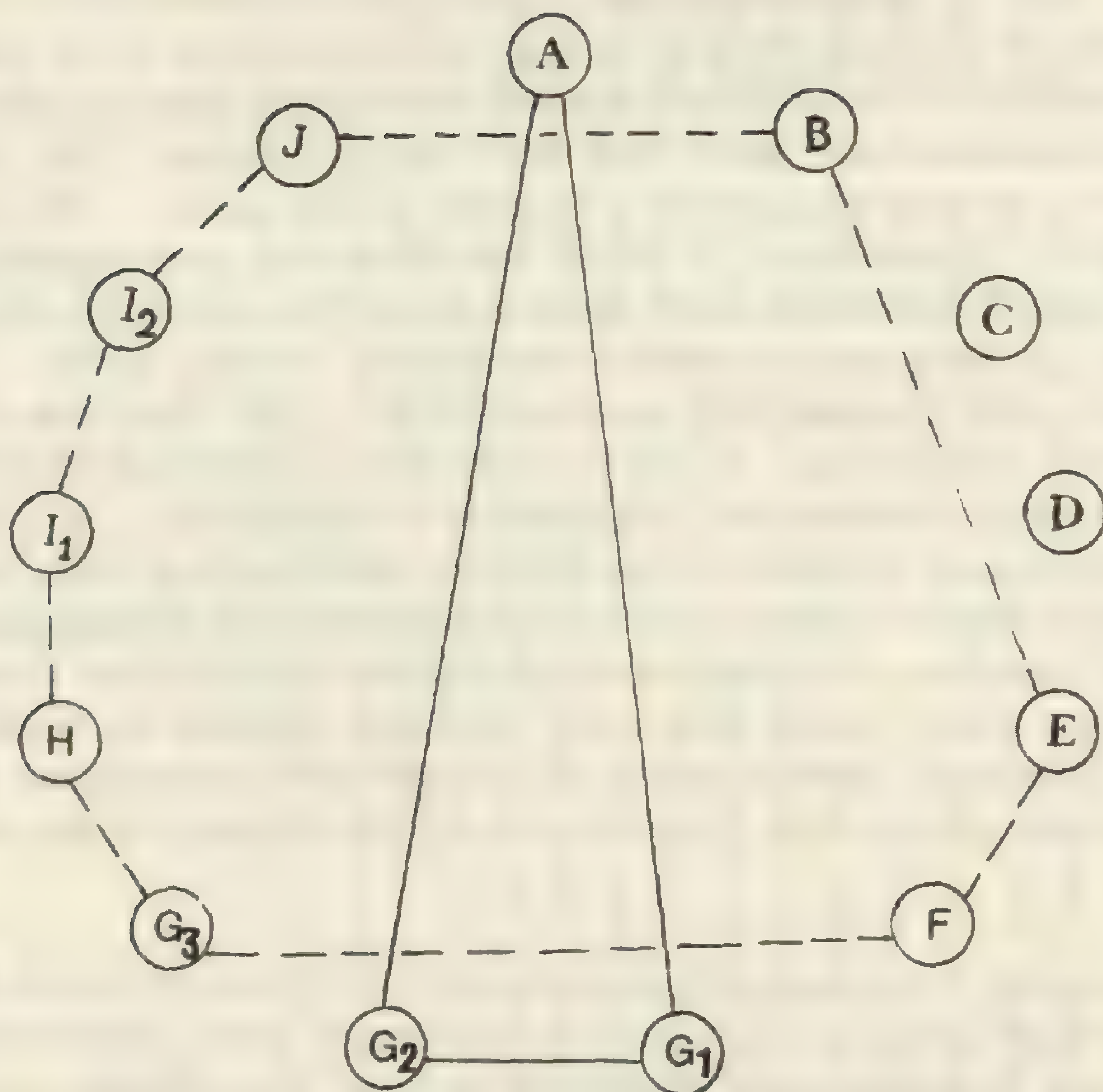


Fig. 1

CHROMOSOME NUMBERS OF THE DIFFERENT TAXA OF *SIDA*

———— : TAXA WITH 2n = 14

— — : TAXA WITH 2n = 28

C : TAXON WITH 2n = 56

D : TAXON WITH 2n = 32

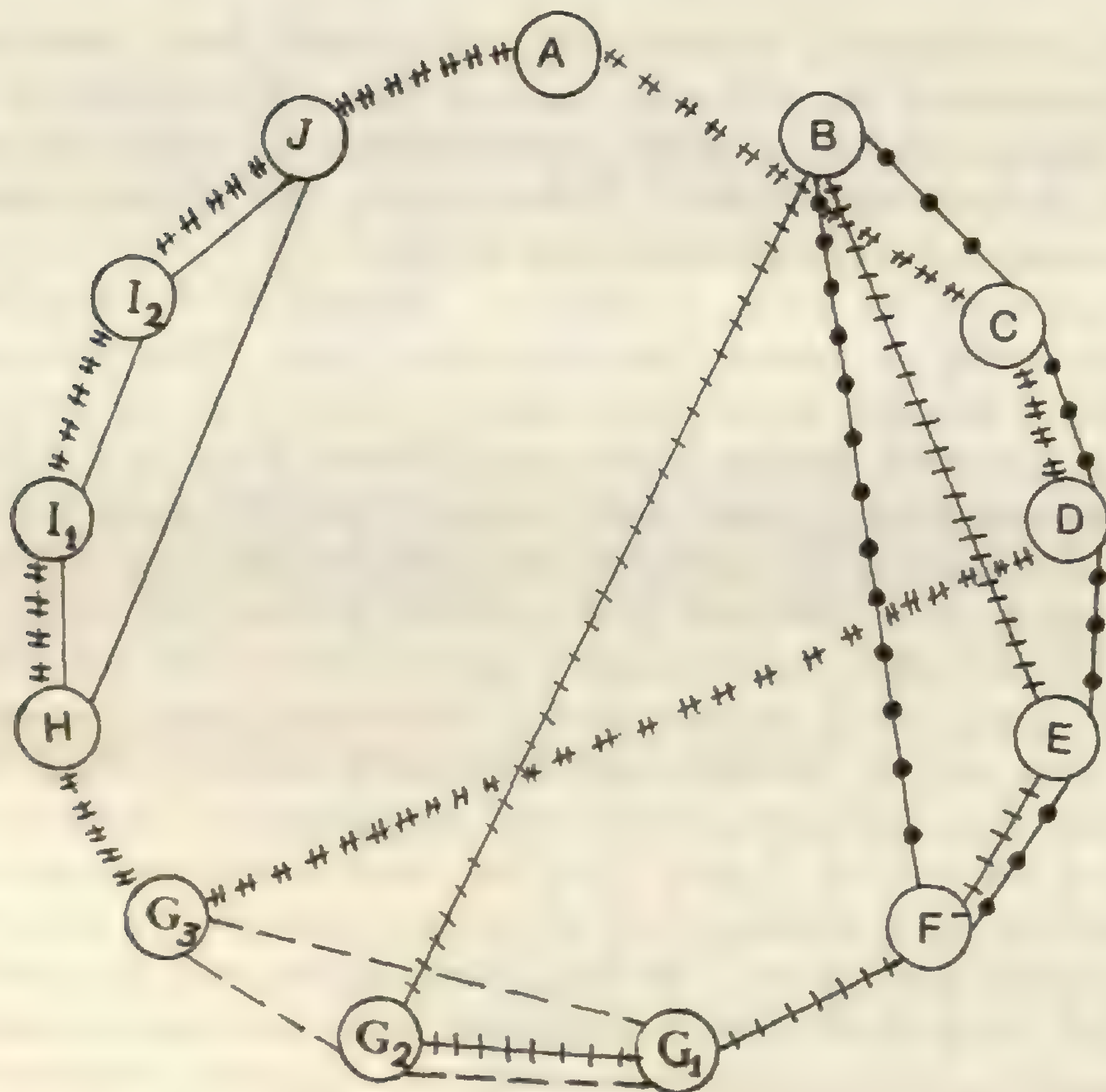


Fig. 2

MORPHOLOGICAL SIMILARITIES AMONG THE TAXA OF *SIDA* WITH RESPECT TO PUBESCENCE AND THE SHAPES OF THEIR LEAVES

–●–●–●– : TAXA WITH CORDATE LEAVES ON THE STERILE SHOOTS

— — — : TAXA WITH MOSTLY RHOMBIC LEAVES ON THE STERILE SHOOTS

———— : TAXA WITH BROADLY LANCEOLATE TO OVATE-LANCEOLATE LEAVES ON THE STERILE SHOOTS

A : TAXON WITH LINEAR LEAVES ON THE STERILE SHOOTS

+++++++ : LEAF MARGIN WITH STELLATE HAIRS

: LEAF MARGIN WITH SIMPLE HAIRS

rarely affected by the environment — are greater in size in the tetraploid forms than in the diploid plants (Ugborogho, 1982). These facts show that the tetraploid plant, *S. rhombifolia* subsp. *alnifolia*, could have evolved from one of the diploid subspecies, probably subsp. *retusa* by autoploidy. Similar observations were also made by Ugborogho (1973) on *Cerastium arvense* complex in North America. Stebbins (1950) also observed that the micro-morphological features of autotetraploids are often greater in dimension than those of their diploid ancestors.

In the case of allotetraploid plants, their chromosomes may be different in size and/or morphology from those of their diploid ancestors. Thus their micro-morphological features may not necessarily be bigger in size than those of their diploid ancestors. This is seen in Oyewole's (1972) work on *Albuca*. According to Oyewole, " in the case of the West African species of *Albuca*, morphological features especially of the floral parts, are largest in the diploid species, followed by the hexaploid species, and finally by the tetraploid species. The pollen diameter also follows the same pattern, while the size of the stomata does not follow any definite pattern that could be associated with levels of polyploidy ". Thus he concluded that the hexaploids have not directly evolved from the tetraploids and the known West African diploid.

The four tetraploid taxa which form group four are much closer in morphological features than the plants of group two. I therefore feel that the four taxa could have originated from closely related diploid forms.

Two other morphological characters which reveal genetic relationship within the genus are hairs and awns. The margins of the leaves of eight taxa possess simple hairs, while the remaining five taxa have stellate hairs on the margins of their leaves (Fig. 2). This feature is therefore of evolutionary importance. Like the hairs, the presence or absence of awns on the carpels of the different taxa separates the taxa into two groups. Seven taxa produced carpels with awns while six taxa are characterized by awnless or beaked carpels (Fig. 3). These two characters (hairs and awns) show genetic relationship between the taxa with cordate leaves and the only taxon with linear leaves as well as the taxa with lanceolate leaves.

It is now known that reproductive biology is an important factor in any consideration of the origin and pattern of variation in any group of sexually reproducing plants. It is a major factor affecting evolutionary success and greatly influences the type of habitat in which a plant can compete and survive. In recent years, the work of Baker (1959, 1961), Stebbins (1950), Davis & Heywood (1963) and many others have established the role of breeding systems in directing evolution and affecting variation. While outbreeding tends to create and retain a large reservoir of variability, much of it in the form of recessive genes which buffer the species against the effects of changing environments, inbreeding provides a much more stable pattern of variation which enables the plant to take advantage of stable environmental conditions by displaying selectively advantageous features.

As the results of the compatibility tests reveal, *Sida* species are all strongly self-compatible (Ugborogho, 1978). However, hybridization experiments have shown that some

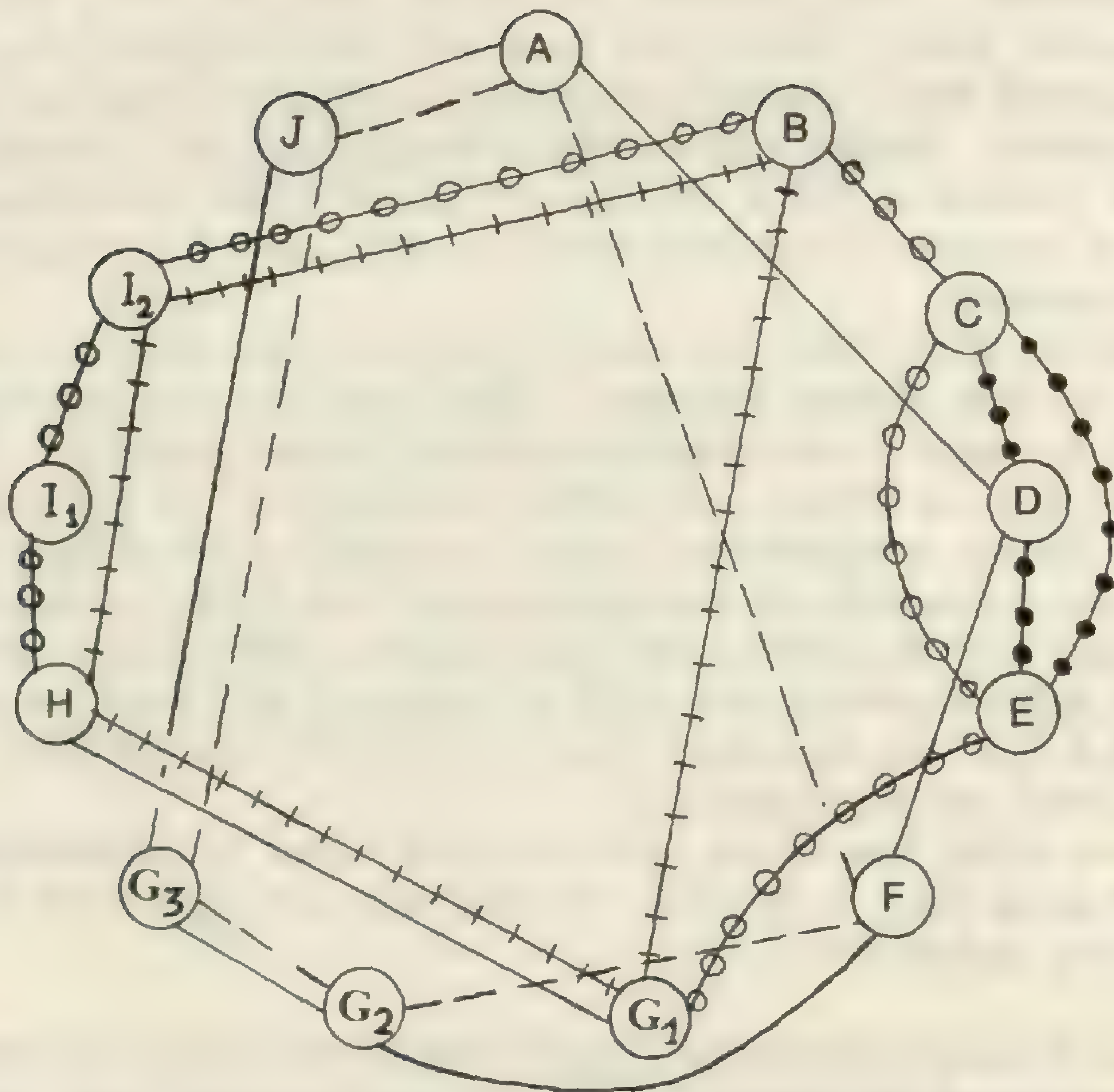


Fig. 3

MORPHOLOGICAL SIMILARITIES AMONG THE TAXA OF *SIDA* WITH RESPECT TO THE CARPELS

———— : CARPELS AWNLESS OR BEAKED

-o-o-o- : CARPELS AWNED

-•-•-•- : 5 CARPELS PER FRUIT

— — — : (7) 8-9 CARPELS PER FRUIT

-+-+-+- : (9) 10-11 (12) CARPELS PER FRUIT

I_1 : (5) 6-7 CARPELS PER FRUIT

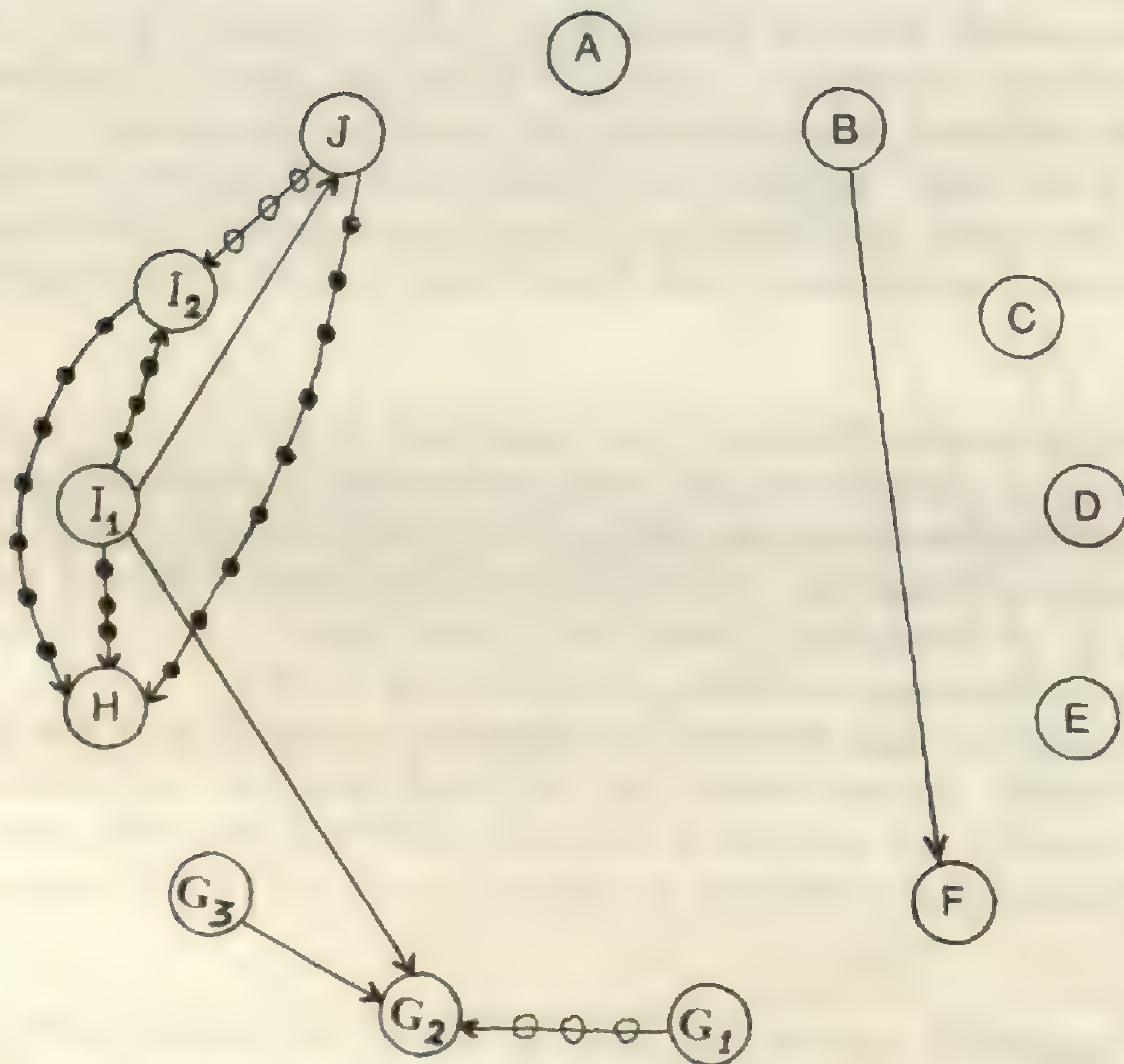


Fig. 4

CROSSABILITY BETWEEN THE DIFFERENT TAXA OF *SIDA*

-•-•-•- : VIGOROUS AND OVER 95 % FERTILE F_1

-o-o-o- : VIGOROUS AND LESS THAN 50 % FERTILE F_1

———— : NON-GERMINATING F_1 SEEDS

————→ : SHOWS THE DIRECTION IN WHICH HYBRIDIZATION WAS POSSIBLE

A, C, D, E : DID NOT HIBRIDIZE WITH ANY TAXON

of the species, especially those in group IV (Scott-Emuakpor & Ugborogho, 1980), hybridize relatively more easily with one another, while many others, e.g. the species in groups I and II, rarely hybridize with one another (Fig. 4).

Of the three subspecies of *S. rhombifolia* (Group III), only the two diploid subspecies produced viable seeds when they were artificially crossed with each other. The F_1 seeds obtained from three out of the nineteen crosses between the tetraploid plant (subsp. *alnifolia*) and subsp. *retusa* did not germinate when sown. These results show that the two diploid subspecies are closer genetically than the tetraploid with either of them. The taxa in group II are much more genetically distinct from one another than plants in the other groups, apart from group I which is made up of only one taxon. However, it should be mentioned that *S. cordifolia* and *S. ovata* are closer genetically than any other members of the group. This is because the two species were the only species which when brought together artificially produced seeds at all. However, the seeds did not germinate. It can therefore be concluded that the plants which are genetically related could have originated from the same or closely related ancestors.

Acknowledgements : I like to express my sincere gratitude to the University of Lagos for financial assistance during the course of this research. I am also thankful to the Curators of the various herbaria who sent me type specimens or in whose herbaria I studied the specimens of *Sida* species. My thanks also go to my wife, Winifred Agibatse, for typing the manuscript and for her moral support throughout the period of the research.

REFERENCES

Baker, H. G., 1959. — Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 24 : 177-191.

Baker, H. G., 1961. — Rapid speciation in relation to changes in the breeding of plants. *Recent Advances in Botany* : 881-885, Toronto University Press.

Davis, P. H. & Heywood, V. H., 1963. — *Principles of Angiosperm Taxonomy.* Oliver & Boyd, London.

Gleason, H. A., 1952. — *The New Britton and Brown Illustrated Flora of Northern United States and adjacent Canada.* Vol. II, New York.

Hooker, J. D., 1872. — *The Flora of British India.* Vol. I, London.

Hutchinson, J., 1967. — *The genera of plants.* Vol. II, London.

Hutchinson, J. & Dalziel, J. M., 1954. — *Flora of West Tropical Africa.* Vol. I, Part I, 2nd Ed., Whitefriars Press, London.

Löve, A. & Löve, D., 1966. — Evolution and comparative chorology. *Evolution* 20 (3) : 431-432.

Oliver, D., 1968. — *The Flora of Tropical Africa.* I, London.

Oyewole, S. O., 1972. — Cytological and Cytogenetic studies in the genus Albuca L. in West Africa. *Bol. Soc. Brot.* 46 : 149-170.

Scott-Emuakpor & Ugborogho, R. E., 1980. — Cytogenetic studies on Sida species in Nigeria : S. acuta complex, S. garckeana and S. scabrida. *Bol. Soc. Brot.* 53 : 443-463.

Stebbins, G. L., 1950. — *Variation and Evolution in plants.* Columbia University Press, New York.

UGBOROGHO, R. E., 1973. — North American Cerastium arvense L. I. Cytology. *Cytologia* 38 : 559-566.

UGBOROGHO, R. E., 1977. — North American Cerastium arvense L. : taxonomy, reproductive system and evolution. *Phyton* 35 (2) : 169-187.

UGBOROGHO, R. E., 1978. — Sida L. in Nigeria : reproductive biology. *Phyton* 36 (1) : 91-96.

UGBOROGHO, R. E., 1980*a*. — The taxonomy of Sida L. (Malvaceæ) in Nigeria : I. S. linifolia, S. cordifolia, S. pilosa, S. urens, S. spinosa and S. ovata. *Bol. Soc. Brot.* 54 : 5-40.

UGBOROGHO, R. E., 1980*b*. — The taxonomy of Sida L. (Malvaceæ) in Nigeria : II. The S. rhombifolia complex. *Bol. Soc. Brot.* 54 : 65-85.

UGBOROGHO, R. E., 1980*c*. — The taxonomy of Sida L. (Malvaceæ) in Nigeria : III. S. scabrida, S. acuta and S. garckeana. *Bol. Soc. Brot.* 54 : 99-119.

UGBOROGHO, R. E., 1980*d*. — Floral mechanism as an aid to the classification of the Sida rhombifolia complex (Malvaceæ) in Nigeria. *Bulletin de l'I.F.A.N.* 42 (1) : 107-121.

UGBOROGHO, R. E., 1980*e*. — The significance of environmental changes on the taxonomy of Sida in Nigeria. *Nigerian Field* 45 : 83-90.

UGBOROGHO, R. E., 1982. — Cytogenetic studies on the Sida rhombifolia complex in Nigeria· *Cytologia* 47 : 11-20.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 103-107.

Inga fanchoniana Poncy (*Leguminosœ-Mimosoideœ*), espèce nouvelle de Guyane française

O. Poncy

Résumé : Description d'une nouvelle espèce d'*Inga* de Guyane française (*I. fanchoniana* Poncy) ; ses affinités et des données relatives à la germination et aux plantules sont exposées.

Summary : Description of a new species of *Inga* from french Guyana (*I. fanchoniana* Poncy) ; its affinities and informations about germination are given.

Odile Poncy, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Dans une zone forestière (Sinnamary, Piste de Saint-Élie) étudiée depuis 1977 [1], ont été observées, à plusieurs reprises, la floraison et la fructification d'un arbre initialement supposé être un *Enterolobium*. Cependant son fruit, bien qu'enroulé en spirale, est caractéristique du genre *Inga*. Il s'agit d'une espèce nouvelle que nous dédions à Marie-Françoise Prévost (ORSTOM, Cayenne) qui en a récolté les premiers échantillons ; c'est le premier *Inga* connu à fruits spiralés.

Inga fanchoniana Poncy, *sp. nov.*

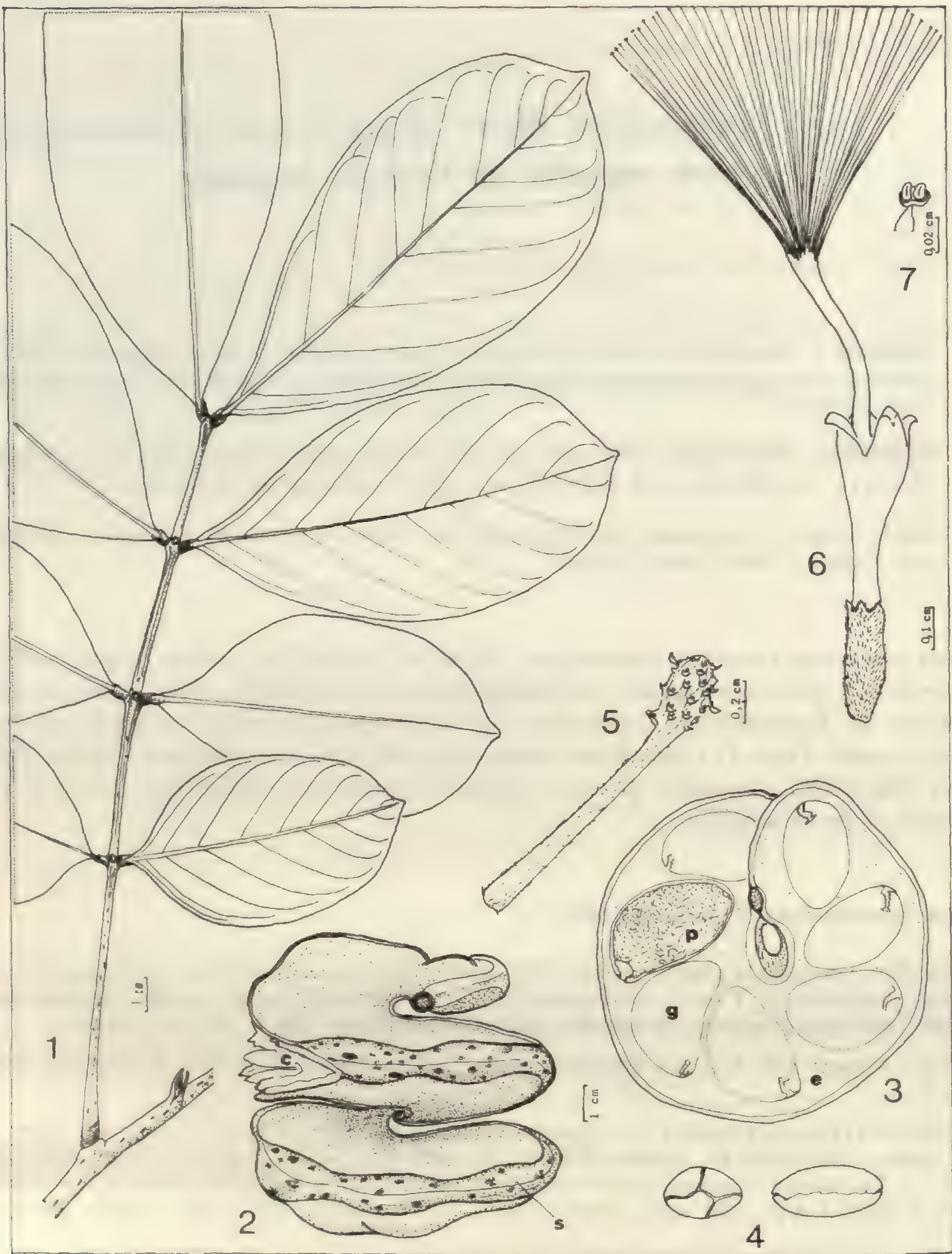
Arbor 30 m alta, foliis glabris, foliolis 3-4 jugis, ultima juga eglandulosa ; inflorescentia axilaris, subglobosa, pedonculo ± 1 cm ; calice pubescenti ; tubo staminale longe exserto ; legumen amplum, 1-3 spirale, pericarpio maturo aurantiaco, cotyledonibus crassis (3 × 1,5 cm) verdis.

Type : *Prévost 478*, Guyane française, Piste de Saint-Élie, 23.3.1979, fr. immat. (holo-, P ; iso-, CAY).

Autres matériels étudiés : — Provenant du même individu que le spécimen-type : *Maury 2493*, fr. mûrs, 24.6.1979, P ; *Prévost 478 bis*, fr. mûrs, 28.6.1979, P, CAY ; *Puig 10529*, fl., 5.10. 1980, P. — Provenant d'autres individus que le spécimen-type (même localité) : *Sabatier 54-2*, fr. mûrs, 7.1980, CAY ; *190*, stér., indiv. juv., 3.1982, CAY ; *271*, stér., indiv. juv., 3.1982, CAY.

Cette espèce est connue des guides locaux qui la considèrent comme rare. Cependant elle semble former une petite population dans la localité du type, où plusieurs pieds d'âges différents ont été repérés (D. Sabatier, comm. pers., 1982).

1. ESSEREX-D.G.R.S.T. : « Gestion des ressources naturelles : l'écosystème forestier guyanais ».



Pl. 1. — **Inga fanchoniana** Poncy : **1**, feuille de l'arbre adulte (les stipules ont été omises par erreur) ; **2**, fruit spiralé vu de profil (s, suture) ; sur la gauche, la gousse ouverte montre une graine (c, cotylédons) ; **3**, fruit ouvert vu de dessus (e, endocarpe ; g, emplacement des graines ; p, graine en place dans sa pulpe) ; **4**, embryon, vu de face (extrémité du côté de la radicule) et de profil ; **5**, axe inflorescentiel ; **6**, fleur ; **7**, détail des anthères.

Arbre de forêt dense primaire sur pente, atteignant 25-30 m ; tronc de 40 cm de diam. Rameaux glabres, lenticelles irrégulières saillantes, écorce s'exfoliant en fins lambeaux. Stipules persistantes, triangulaires (0,4 × 0,2 cm). Feuilles composées unipennées, à (3) 4 paires de folioles. Rachis non ailé, épais (0,2-0,4 cm), cylindrique ou légèrement aplati, lenticellé. Glandes foliaires saillantes, cupuliformes, moins larges que le rachis, souvent situées un peu au-dessous de l'insertion des paires foliolaires. La glande manque au niveau de la paire distale. Mucron (= extrémité libre du rachis) plus ou moins persistant. Folioles elliptiques ; acumen large et arrondi à l'extrémité ; base asymétrique, atténuée ; limbe glabre, vert sombre à la face supérieure, tomenteux avec nervation très saillante à la face inférieure.

Inflorescences axillaires subglobuleuses. Pédoncule court (1-2 cm) ; fleurs serrées sur l'épi très contracté ; bractées réduites à des écailles spatulées. Fleurs petites : calice 0,2 cm, à dents réduites et régulières, légèrement pubescent. Corolle tubuleuse, de longueur ⩽ 1 cm, à pubescence ténue. Tube staminal 1,2-1,5 cm, longuement exsert, partie libre des étamines 0,5 cm, 30-40 étamines. Carpelle unique, porté par un court pédicelle glabre ; 10-15 ovules.

Gousse volumineuse, subligneuse, enroulée sur elle-même en 1 à 3 tours de spire, ou très irrégulièrement contortée (Pl. 1 ; Fig. 2). Valves bombées et de couleur orangée à maturité, larges de 2,5 à 4 cm ; sutures brunâtres, striées longitudinalement, pourvues de lenticelles, dilatées (0,5-1 cm), non saillantes. Péricarpe épais (jusqu'à 0,5 cm), indéhiscent, renfermant les graines couvertes individuellement d'une pulpe blanche abondante (0,5 cm d'épaisseur). Cotylédons volumineux (3 × 1,5 cm), charnus, de couleur verte.



Fig. 2. — **Inga fanchoniana** Poncy : gousse ouverte montrant les graines en place : p, graine complète recouverte du tégument pulpeux ; f, funicule ; c, graine débarrassée de la pulpe, montrant les cotylédons ; e, endocarpe.

GERMINATION ET PLANTULE

Un lot de 15 graines a germé en serre climatisée. Les caractères de la germination et de la morphologie des plantules sont comparables à ceux des autres espèces d'*Inga* pour lesquelles ils sont connus (Poncy, 1981) :

— La germination des graines, dont la viabilité est très faible, a lieu immédiatement après le semis ; elle est de type semi-hypogé (Ng, 1978) : les cotylédons sessiles, libérés du tégument, restent charnus ; l'hypocotyle se développe légèrement, souvent assez pour entraîner les cotylédons un peu au-dessus du sol (Fig. 3).

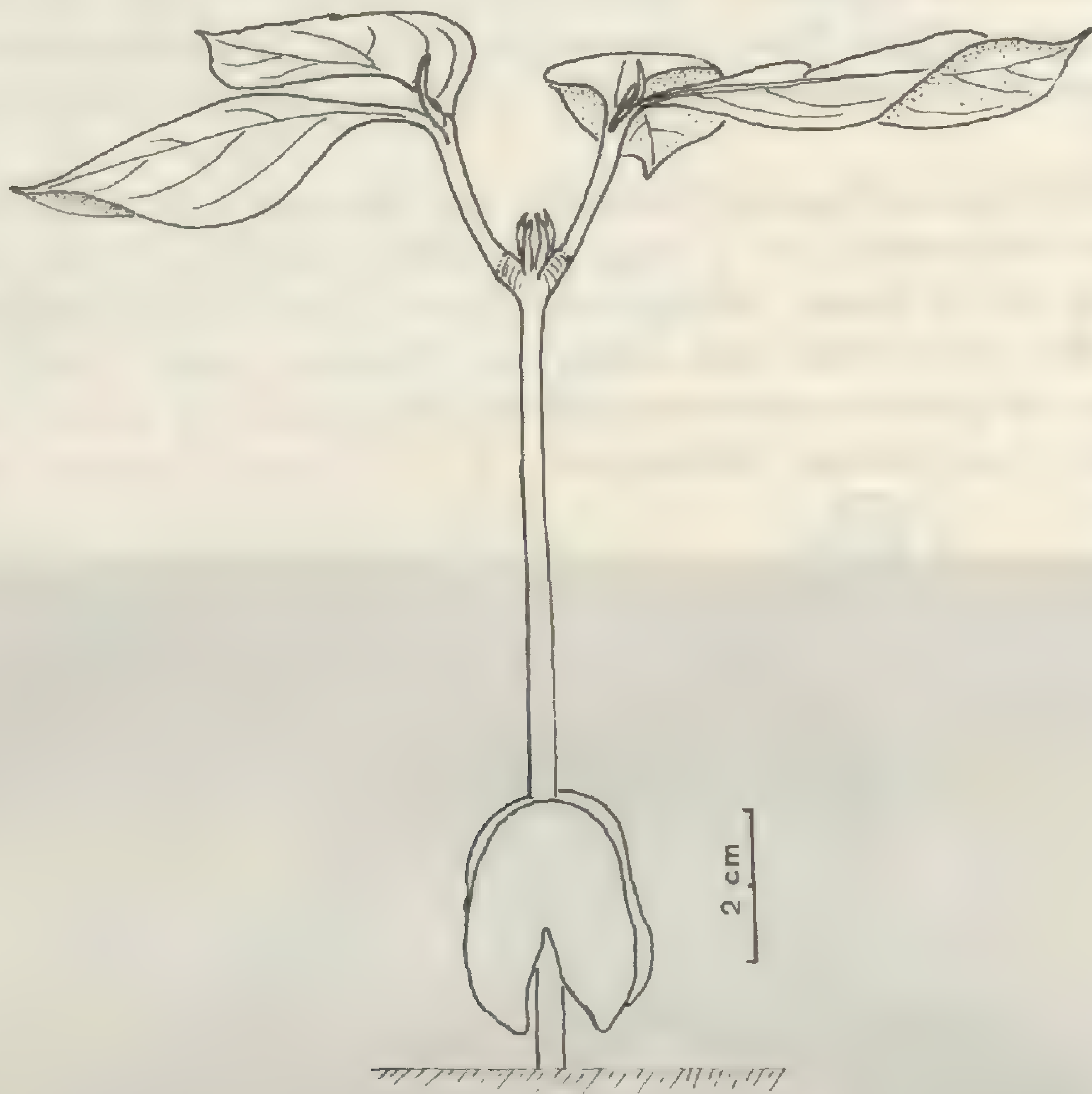


Fig. 3. — **Inga fanchoniana** Poncy : plantule, deux semaines environ après le semis.

— Plantule (Fig. 3) : épicotyle épais (0,3-0,4 cm), glabre, pourvu de lenticelles brunes, saillantes, verruqueuses ; pas de cataphylle ; deux premières feuilles opposées, à une paire de folioles ; stipules réduites, étroites (0,4 × 0,1 cm), légèrement falciformes ; pétiole non ailé, à section circulaire à la base, cannelé près de l'insertion des folioles, très tôt lignifié et lenticellé ; folioles glabres, fortement asymétriques à la base (bord interne atténué parallèle à la nervure, bord externe arrondi), acuminées ; glande foliaire absente sur les feuilles à 1 paire de folioles, apparaissant sporadiquement sur les feuilles à 2 paires de folioles à l'insertion de la paire proximale, petite (0,2 cm de diam.), circulaire. Jeunes feuilles vertes. Les cotylédons charnus persistent jusqu'au stade 4e-5e feuille.

AFFINITÉS

Cette espèce appartient sans aucun doute au genre *Inga* : la morphologie et la biologie des graines, contenues dans des gousses indéhiscentes et dont le tégument transformé en pulpe sucrée est recherché par les animaux, sont les caractères les plus remarquables des espèces de ce genre au sein des *Mimosoideæ*. Les caractères des feuilles (v. ci-dessous) et ceux de la plantule sont des arguments supplémentaires.

Par ses caractères floraux, *I. fanchoniana* se rapproche de la série des *Bourgonia*, à fleurs très petites portées par un pédicelle court ou nul, bien que les inflorescences subglobuleuses ressemblent à celles de la section *Leptinga*.

Mais il s'agit d'une espèce originale, notamment par la morphologie de son fruit, volumineux et enroulé en spirale, par la taille des graines et la couleur des cotylédons ; d'autre part, la glande foliaire manque au niveau de la paire distale de folioles. Dans le genre *Inga*, la morphologie foliaire est homogène (feuilles unipennées, une glande à chaque insertion foliolaire, pas de glande pétiolaire), l'absence de la glande distale a été observée seulement chez deux autres espèces : *Inga inundata* Ducke, connue seulement par deux spécimens du Para (Brésil), et — sporadiquement — chez *I. cayennensis* Sagot, abondante en Guyane française.

BIBLIOGRAPHIE

Ng, F. S. P., 1978. — *Strategies of establishment in Malayan forest trees.* In Tomlinson, P. B. & Zimmermann, M. H., ed. : Tropical trees as living systems, New York, Cambridge Univ. Press, ch. 5 : 129-162.

Poncy, O., 1981. — *Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideæ) en Guyane française. Floristique ; morphologie, principalement des formes juvéniles ; écologie.* Thèse 3e Cycle, Univ. Paris VI, 244 p., 48 fig., 12 pl.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 1 : 109-120.

Contribution à l'étude du genre *Hemionitis* L. : 1. Morphologie et anatomie de *H. arifolia* (Burm.) Moore (*Adiantaceæ*)

P. Nicolas

Résumé : Aucun bourgeon axillaire assurant la ramification n'est décelable chez la plantule ou l'axe adulte de *Hemionitis arifolia*. De ce fait, seules les traces foliaires provoquent une brèche dans la vascularisation du rhizome.
La multiplication végétative est importante, assurée par 1-3 bulbilles initiées à la base du limbe d'une fronde adulte stérile ou fertile.
Les bulbilles ont une origine épidermique ; leur vascularisation se raccorde à celle du limbe. L'évolution de la stèle caulinaire de ces bourgeons épiphylles est identique à celle de la plantule issue de spore.
Les bulbilles acquièrent certains caractères morpho-anatomiques plus précocement que la plantule.

Summary : No axillary bud causing branching is detectable on sporeling or adult axe of *Hemionitis arifolia*. Thus, only leaf traces cause a gap in the vascular cylinder.
Vegetative reproduction is wide-spread, 1-3 bulbils occuring at the base of the adult frond lamina whether fertile or sterile.
Bulbils are of epidermal origin and their vascularization joins that of the lamina. The development of the stele of these epiphyllous bulbils is identical to that of the young sporophyte.
The bulbils however aquire certain morphological and anatomical caracters earlier than the sporeling.

Pierre Nicolas, Laboratoire de Cytologie végétale, Cytotaxinomie et Ptéridologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Le genre *Hemionitis* L. renferme 8 espèces. *H. arifolia* (Burm.) Moore [1] (Filicinée Leptosporangiée) est une *Adiantaceæ*, d'après Crabbe, Jermy & Mickel (1975) ; mais pour Pichi Sermolli (1977), il s'agit d'une *Hemionitidaceæ*. Cette espèce se rencontre en Asie tropicale.

Pour obtenir une description détaillée de cette Fougère, il suffit de se référer aux travaux de Hooker (1848-1970), Hooker & Baker (1874), Holltum (1954-1966), Nayar (1956, 1962). Nous nous sommes intéressé plus particulièrement aux bulbilles foliaires qui se développent chez cette espèce et sommes donc amené à considérer, à la fois, de jeunes sporophytes et des axes beaucoup plus âgés.

1. *Hemionitis arifolia* (Burm.) Moore, 1859 = *Hemionitis cordata* Hk. & Grev., 1828 ; *Hemionitis cordifolia* Roxb., 1828 ; *Hemionitis sagittata* Fée, 1850-1852 ; *Gymnogramma arifolia* Kuhn., 1869 (*in* Christensen, 1906).

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les rhizomes, bulbilles ou spores que nous avons utilisés proviennent de différents jardins botaniques [1].

Les méthodes d'études sont celles que nous avons déjà employées (Nicolas, 1976, 1979), auxquelles s'ajoutent ici la réaction : Acide Périodique-Schiff (P.A.S), suivie d'une coloration au fast-green (Hotchkiss & Mac Manus, 1948). On met ainsi en évidence l'amidon contenu dans les cellules.

Abréviations utilisées pour les planches

aa : apicale d'axe
afr : apicale de fronde
bul : bulbille
CL : coupe longitudinale
CT : coupe transversale
e : endoderme
fr : fronde
GA : grains d'amidon de grande taille
ga : grains d'amidon de petite taille
jfr : jeune fronde
lim : limbe
m : méristèle caulinaire
nm : nervure foliaire médiane
ns : nervure foliaire secondaire
p : péricycle
ph : phloème
rc : racine
v bul : vascularisation de la bulbille
v lim : vascularisation du limbe
xy : xylème
zci : zone corticale interne

Coloration :

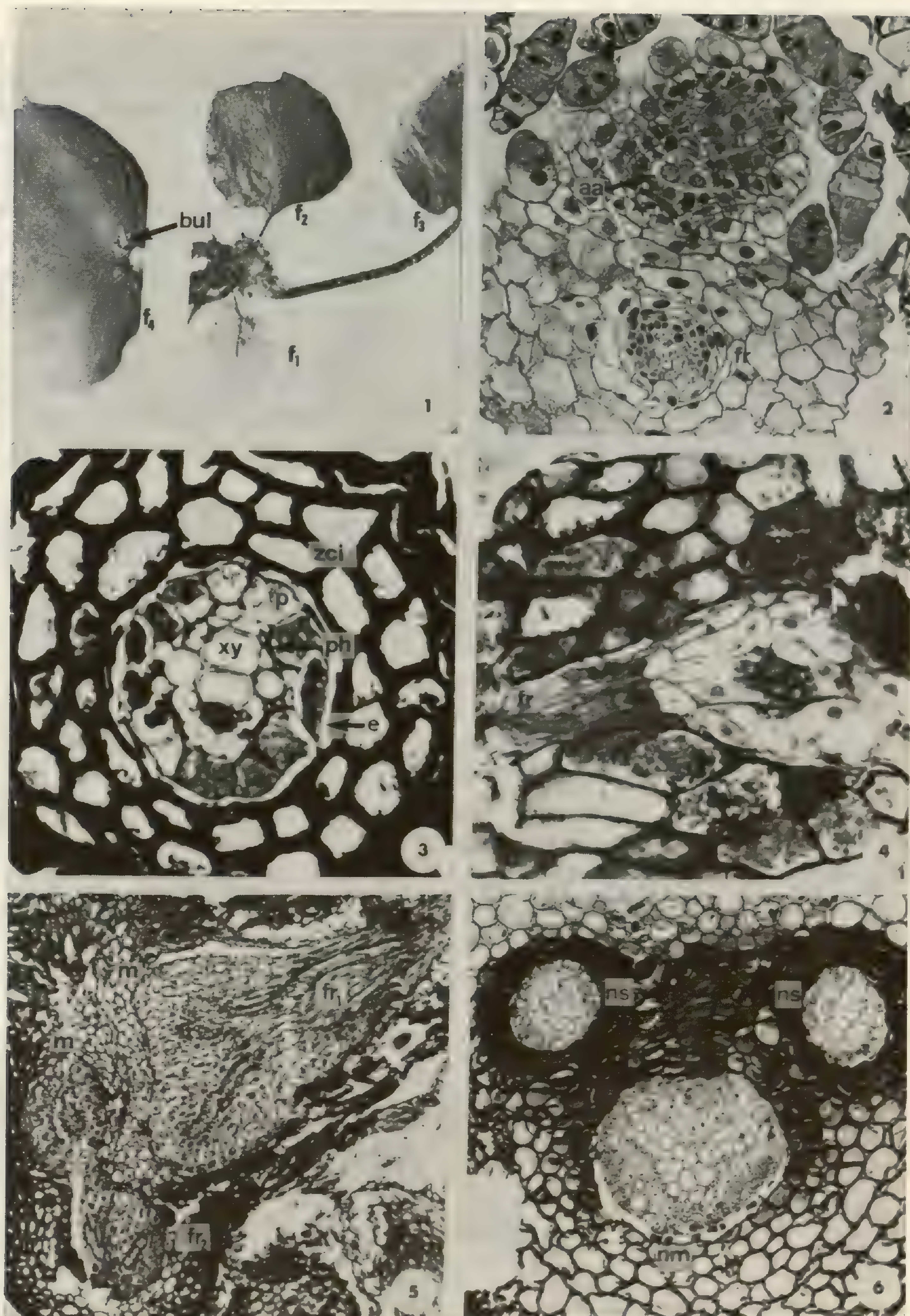
C.V.M. : Carmino-vert de Mirande
H.L. : Glychémalum d'après Lillie
P.A.S.-F.G. : Réaction PAS (periodic acid Schiff) et coloration au fast-green
S.F.G. : Safranine, fast-green

LA PLANTULE

La plantule n'a, jusqu'ici, fait l'objet d'aucune étude. Le rhizome est dressé ; il deviendra légèrement rampant par la suite. L'axe caulinaire, où persistent les bases pétiolaires, est de couleur brun foncé ; il est recouvert d'écailles et de poils que l'on observe également sur les pétioles. Ces poils sont présents au niveau du limbe mais ils sont nettement moins nombreux sur la face supérieure.

En général, seules les premières racines sont émises à la base des pétioles qu'elles paraissent prolonger vers le bas. Très vite, leur nombre devient supérieur à celui des frondes, par apparition de racines internodales situées en n'importe quel point du rhizome.

1. Jardins botaniques de Montréal (Canada) ; de Munich (République Fédérale Allemande) ; de l'Université de Cambridge (Grande-Bretagne) ; de Johannes Gutenberg, Main-Rhein (République Fédérale Allemande) ; de Bâle (Suisse) ; de Zurich (Suisse). Nous remercions vivement les Directeurs de ces établissements.



Pl. 1. — **Hemionitis arifolia** (Burm.) Moore : **1**, jeune plantule issue de spore ; émission de la première bulbille dès la quatrième fronde (f_4) × 1,9 ; **2**, apex de plantule en CT ; apicale d'axe en CT (aa) ; vascularisation de fronde en CT (fr) × 560 (S.F.G.) ; **3**, racine en CT × 1050 (H.L.) ; **4**, axe de plantule en CT ; émission de la première fronde (fr) dès le stade de la protostèle × 660 (S.F.G.) ; **5**, axe de plantule en CT ; dictyostèle ; émission d'une fronde (fr_1) en CL, stèle foliaire (fr_2) en CT × 110 (H.L.) ; **6**, région supérieure du pétiole en CT ; les deux premières nervures secondaires (ns) sont visibles de part et d'autre de la nervure médiane (nm) × 225 (S.F.G.).

L'indice phyllotaxique est variable, généralement 2/5, quelquefois 3/8. Chez les premières frondes, le limbe est aussi long que large, avec un sinus pétiolaire très peu marqué (Pl. 1, *1*).

La nervure médiane du limbe émet dès sa base, et de part et d'autre — presque simultanément — une nervure secondaire (Pl. 1, *6*). Ces trois nervures sont, de toutes, les plus marquées. C'est à partir de la quatrième-sixième fronde (Pl. 1, *1*) qu'apparaît la première bulbille, située au niveau du sinus foliaire et de cette ramification nervaire. Nous préciserons plus loin sa position exacte. Par contre, aucun bourgeon latéral n'est visible sur le rhizome du jeune sporophyte.

L'axe s'accroît grâce à une cellule apicale tétraédrique (Pl. 1, *2*). La cellule apicale de la fronde, trifaciale cunéiforme, a son arête dièdre orientée *perpendiculairement* à l'axe longitudinal du rhizome. La cellule apicale de la racine est, elle aussi, tétraédrique.

L'anatomie de la stèle racinaire (Pl. 1, *3*) est de type classique, semblable à celle de *Adiantum capillus-veneris* L. (Nicolas, 1976), mais ici, la zone corticale interne est constituée par un plus grand nombre de cellules.

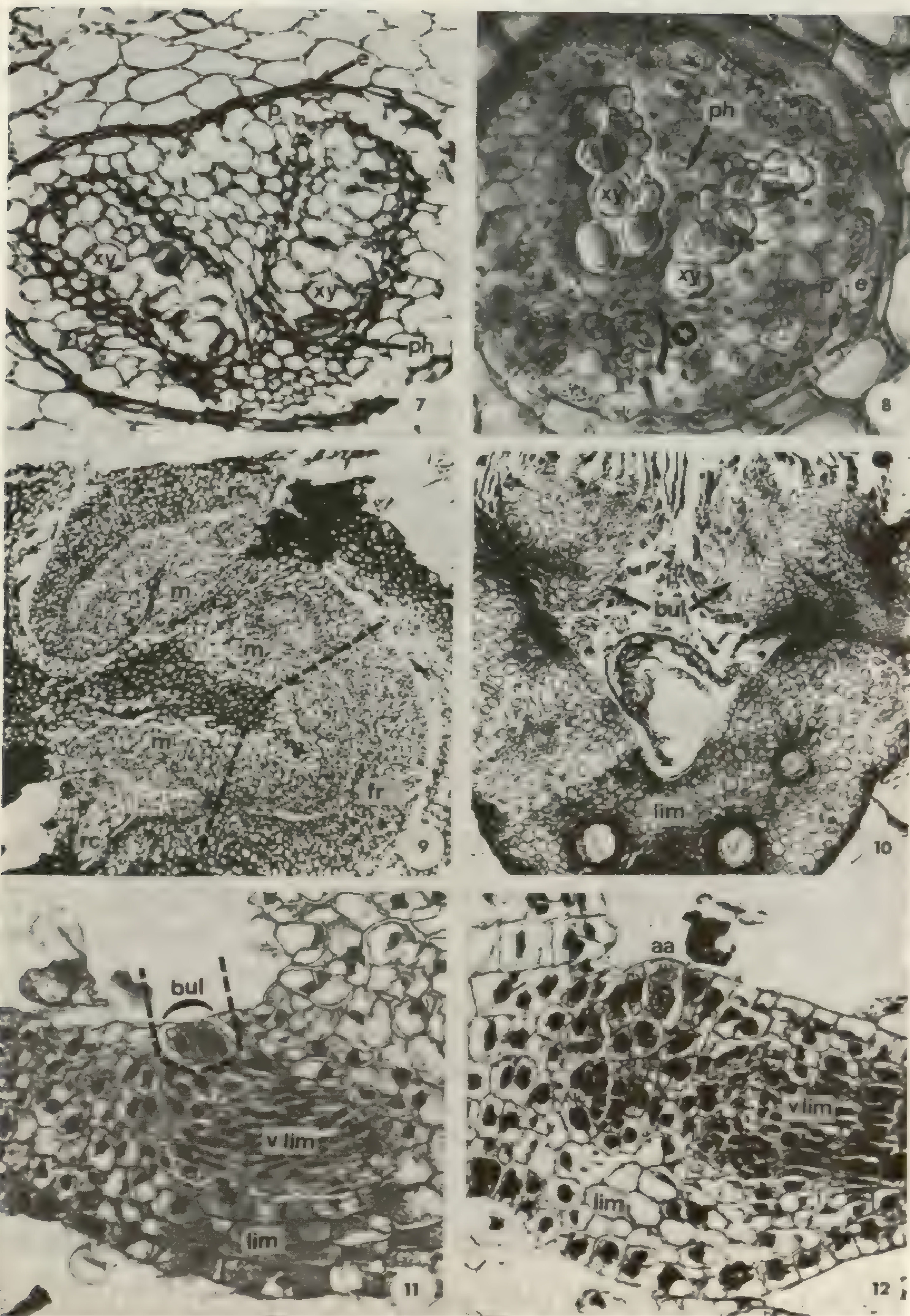
L'évolution de la structure de la stèle caulinaire est identique à celles décrites précédemment (Nicolas, 1976, 1979). A la base de l'axe, nous observons une protostèle (Pl. 1, *4*). Dès ce stade, sont émises la première racine et la première fronde (Pl. 1, *4*). Alors, la stèle évolue très rapidement en siphonostèle, en solénostèle et dictyostèle composée de deux (Pl. 1, *5*) ou trois méristèles comme c'est parfois le cas immédiatement après une émission foliaire. La trace foliaire est émise dans la région médio-dorsale de la méristèle caulinaire la plus développée (Pl. 1, *5*, fr_1). Le xylème de cette méristèle est alors fragmenté en plusieurs îlots cellulaires ; certains formeront la base de la vascularisation de la fronde. Le phloème qui est encore continu va rapidement se fragmenter.

A la base du pétiole, le xylème est constitué de deux masses cellulaires distinctes, chacune délimitée par un anneau de phloème et de parenchyme phloémien (Pl. 2, *7*) ; de plus, on observe quelques cellules de xylème dans la région comprise entre les pôles de xylème les plus rapprochés (Pl. 2, *8*). C'est au niveau de ces 2 pôles que fusionnent les différents éléments conducteurs qui décrivent alors un « X » ou un « V » (Pl. 1, *6* ; 2, *8*).

Précisons qu'à chaque fronde correspond une brèche dans la vascularisation caulinaire. Le rythme d'émission des racines ne semble soumis à aucune règle. Tout ce que nous pouvons dire est que la trace racinaire se situe dans la région dorsale d'une méristèle, soit en son milieu (Pl. 2, *9*), soit à chacune de ses extrémités si deux racines sont émises simultanément par la même méristèle.

L'AXE ADULTE

La morphologie de l'axe adulte est semblable à celle de la plantule. La densité des feuilles sur le rhizome est très variable de même que celle des racines ; c'est ainsi que l'on peut en compter jusqu'à sept entre deux frondes successives. Là non plus, aucun bourgeon axillaire ou extra-axillaire n'a été décelé sur l'axe caulinaire, ce qui confirmerait les observations de Nayar (1956, 1962) pour qui ce type de ramification est *rare* chez *Hemionitis arifolia*. Par contre, les bulbilles foliaires se *rencontrent aussi bien* sur les frondes stériles semi-dressées et à pétiole court que sur les frondes fertiles dressées et à pétiole long.



Pl. 2. — **Hemionitis arifolia** (Burm.) Moore : **7**, pétiole en CT × 560 (P.A.S.-F.G.) ; **8**, pétiole en CT ; début de fusion des éléments conducteurs (phloème), présence d'un îlot de cellules de xylème (étoile) × 940 (C.V.M.) ; **9**, rhizome adulte en CT ; présence de 3 méristèles caulinaires (m) ; émission de deux racines en CL (rc), fronde en CT (fr) × 80 (P.A.S.-F.G.) ; **10**, deux bulbilles foliaires (bul) en CL × 90 (S.F.G.) ; **11**, initiation d'une jeune bulbille (bul) CL ; limbe (lim) en CL × 600 (H.L.) ; **12**, jeune bulbille ; apicale d'axe (aa) en CL ; limbe (lim) en CL × 650 (H.L.).

La forme et l'orientation des apicales foliaires et racinaires sont conformes à ce que nous avons rapporté pour la plantule. Des portions âgées de rhizomes comportent au moins trois méristèles (Pl. 2, *9*) ; en fait, leur nombre est surtout fonction du rythme des émissions foliaires. Une de ces méristèles est toujours plus développée que les autres ; sa position est variable, la phyllotaxie étant spiralée.

LA BULBILLE

C'est cette formation qui nous retiendra le plus car les bulbilles, chez les végétaux, et plus spécialement chez les Fougères, ont des caractères et des positions qui sont en général très particuliers.

La bulbille se situe à la base du limbe, près du sinus pétiolaire, soit à gauche, soit à droite de la nervure médiane. Lorsqu'il y en a deux, elles sont disposées symétriquement par rapport au rachis (Pl. 2, *10*). Enfin, lorsqu'il en existe trois, l'une d'elles s'insère entre les deux précédentes, soit à gauche soit à droite de la nervure principale. Ce bourgeon épiphylle ne se détache que rarement de l'organe émetteur. C'est le poids de la bulbille ou la nécrose de la fronde qui permet le contact avec le substrat. Nous avons indiqué que, chez la plantule issue de spore, la première bulbille n'apparaît que sur la quatrième-sixième fronde. Cette bulbille se développe *in situ* et sa première fronde, ainsi que les suivantes, peuvent être bulbilifères : la multiplication végétative est ici très précoce. Les frondes fertiles portent des bulbilles au même titre que les frondes stériles. Nos observations sont ainsi en contradiction avec celles de Nayar (1956) qui n'en observe que sur les frondes stériles.

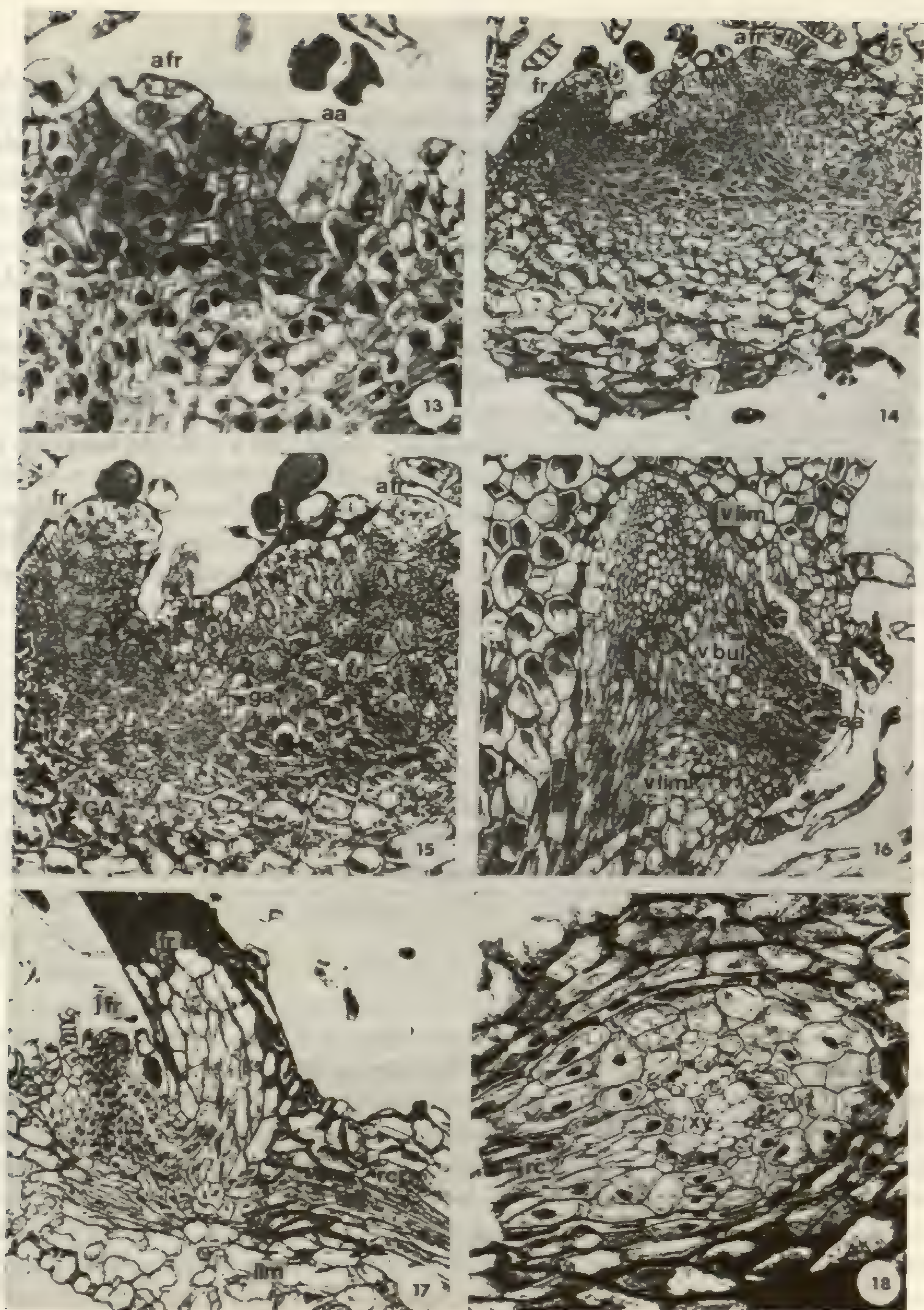
Les frondes d'une bulbille développée ont une insertion spiralée et l'indice est généralement de 2/5.

A notre connaissance, ni l'initiation, ni l'anatomie n'ont été décrites ; Nayar (1956) donne simplement un cliché photographique d'une bulbille en coupe longitudinale.

La bulbille est décelable très tôt, les deux moitiés du limbe étant encore appliquées l'une contre l'autre. La bulbille se situe toujours sur la face supérieure du limbe. Au niveau de l'épiderme, on distingue des cellules plus hautes et plus étroites (Pl. 2, *11*) et parmi celles-ci s'individualise très tôt une cellule apicale d'axe, tétraédrique (Pl. 2, *12*). Cette dernière engendre une masse méristématique où se différencieront ensuite les cellules apicales des frondes et des racines (Pl. 3, *14*). L'orientation de l'apicale foliaire est identique à celle des apicales foliaires de la jeune plantule (Pl. 3, *13*), c'est-à-dire perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'organe émetteur. Tous les éléments fondamentaux de la bulbille sont donc initiés très tôt mais elle pourra rester ensuite à l'état quiescent plus ou moins longtemps.

Les tissus de la bulbille sont très riches en grains d'amidon (Pl. 3, *14*, *15*) alors qu'une telle accumulation ne s'observe pas dans les cellules foliaires de son voisinage (Pl. 3, *16*, *17*). Au niveau du méristème apical, les grains d'amidon sont petits et nombreux, tandis que leur densité est plus faible et leur taille bien supérieure dans les autres parties de la bulbille (Pl. 3, *15*).

La vascularisation de la bulbille est en continuité avec celle de la fronde-mère (Pl. 3,



Pl. 3. — **Hemionitis arifolia** (Burm.) Moore : **13**, bulbille en CL ; zone apicale, orientation de l'apicale foliaire (afr) par rapport à l'apicale d'axe (aa) × 740 (H.L.) ; **14**, jeune bulbille en CL ; jeunes frondes en CL (fr) et jeune racine en CT (rc) ; présence de nombreux grains d'amidons (flèches) × 310 (P.A.S.-F.G.) ; **15**, bulbille en CL ; grains d'amidon de tailles différentes (flèches) ; grains d'amidon de petite taille (ga) ou de grande taille (GA) × 560 (P.A.S.-F.G.) ; **16**, bulbille en CL ; jonction de la vascularisation de la bulbille (v bul) avec celle du limbe (v lim) × 270 (H.L.) ; **17**, très jeune bulbille en CL ; première racine (rc) dans le prolongement de la première fronde (fr) ; jeune fronde en CL (j fr) × 260 (H.L.) ; **18**, fin d'émission de la première trace racinaire (rc) par la vascularisation de la bulbille en CT (siphonostèle) × 560 (H.L.).

16) : son cordon vasculaire se détache au point de bifurcation de deux nervures foliaires, qui sont de rang variable suivant les frondes, mais *jamais* à l'aisselle des deux premières nervures du limbe évoquées plus haut. L'installation de cette connection vasculaire est facilitée, pensons nous, par le faible nombre de couches cellulaires existant entre l'épiderme et la nervure concernée.

Aux tous premiers stades, lorsque la bulbille n'est encore qu'un simple « mamelon » comportant 2-4 ébauches foliaires, à chaque fronde correspond une racine située dans son prolongement (Pl. 3, *17*). Ceci est donc semblable à ce que nous avons noté chez le jeune sporophyte ; toutefois, chez certains individus, plusieurs racines peuvent se développer alors que la première fronde est encore à l'état de crosse. Dans tous les cas, le nombre des racines devient très rapidement supérieur à celui des frondes.

L'évolution de la stèle de l'axe de la bulbille est semblable à celle de la jeune plantule issue de spore. A la base de l'axe, on observe une protostèle qui évolue rapidement en siphonostèle, également très fugace, puis en solénostèle. En général, c'est la solénostèle qui émet la première racine puis la première fronde et la dictyostèle typique s'établit au-delà. Chez quelques échantillons, la première racine peut être émise par la protostèle mais la première feuille l'est par la solénostèle.

LA RAMIFICATION

Jusqu'à présent, il nous a été impossible d'observer une ramification chez *Hemionitis arifolia*. Nous pensons que les rhizomes dont nous disposons ne sont pas suffisamment âgés. Nous serons donc amené à revenir ultérieurement sur cette question.

DISCUSSION

Les axes caulinaires de la plantule, du rhizome adulte et de la bulbille s'accroissent grâce à une cellule apicale tétraédrique. La cellule apicale trifaciale de la fronde a son plan de symétrie orienté perpendiculairement à l'axe longitudinal de l'organe émetteur.

A la base de la fronde, la vascularisation ne comporte qu'une seule méristèle dans laquelle on observe deux masses distinctes de xylème et de phloème. Donc, à ce niveau, le xylème ne décrit pas un arc de cercle complet comme le note Rao (1946). De même, selon nous, on ne peut rapporter cette trace foliaire au « type *Asplenium* », qui comprend *Adiantum capillus-veneris* L., comme l'indique Ogura (1938-1972, p. 354). En effet, chez cette dernière espèce, nous avons montré que la stèle foliaire comportait d'emblée 2 méristèles distinctes (Nicolas, 1976). Nos observations concernant *Hemionitis arifolia* rejoignent celles de Nayar (1956, 1962) pour qui la trace foliaire est simple. Les éléments du xylème fusionnent ensuite très rapidement et décrivent un « V » plutôt qu'un « X ». Cette trace foliaire provoque une brèche dans la vascularisation caulinaire. Par contre, nous ne pouvons encore rien dire en ce qui concerne la trace raméale. Nous nous bornerons à rappeler que, selon Nayar (1962), la ramification est rare chez *Hemionitis arifolia*, qu'elle est indé-

pendante de la fronde et ne provoque pas de brèche raméale. Il n'indique pas quel est le type de vascularisation de cette ramification.

L'évolution de la stèle caulinaire de la plantule est classique et semblable à celle que nous avons déjà observée chez *Adiantum capillus-veneris* L. (Nicolas, 1976) et *Adiantum hispidum* Sw. (Nicolas, 1979). La stèle de l'axe adulte est une dictyostèle composée de plusieurs méristèles dont le nombre est fonction du rythme des émissions foliaires.

Le limbe de *Hemionitis arifolia* peut porter de une à trois bulbilles ; nous sommes en contradiction avec Marchal (1962, 1965*a*, 1968) qui n'en signale qu'une, soit à droite soit à gauche du rachis. Les bulbilles sont absentes sur les premières feuilles de la plantule, comme l'a observé Nayar (1956, 1962), mais cet auteur indique aussi que les frondes fertiles en sont dépourvues alors que nous avons noté le contraire. Tous ces bourgeons peuvent se développer en plantule. La bulbille se situe sur la face supérieure du limbe, à la bifurcation de deux nervures. Sa vascularisation est en continuité avec celle de la fronde-mère, ce qui est conforme avec ce que nous savons des autres bulbilles foliaires (Marchal, 1962, 1965, 1968 ; Penon, 1959*a*). Rappelons que cette connection n'existe pas chez les bulbilles de *Adiantum capillus-veneris* L. (Nicolas, 1976) dont l'origine, il est vrai, est caulinaire. La bubille est décelable très tôt alors que la fronde-mère est encore en crosse. De ce fait, une dédifférenciation préalable des cellules du limbe n'est pas nécessaire comme elle le serait s'il s'agissait de cellules adultes. Les frondes des bulbilles peuvent être considérées comme des frondes adultes miniaturisées puisque même la première d'entre-elles est porteuse de bulbilles, ce qui est très différent de ce que l'on observe chez la plantule issue de spore. Elles sont, à cet égard, comparables à celles de *Adiantum capillus-veneris* L. où les premières frondes de bulbilles sont sporogènes (Nicolas, 1976). Au total, les frondes de la bulbille sont plus précoces que les frondes du jeune sporophyte dans l'acquisition de ces potentialités. On peut penser que les tissus foliaires adultes qui la portent sont en cause.

La cellule apicale de l'axe caulinaire se différencie très tôt, avant les cellules apicales de fronde et de racine.

Ultérieurement (Pl. 3, *17*), le développement de la première fronde et de la première racine correspondante devient prédominant par rapport au méristème axial qui reste réduit. Tout ceci rappelle ce qui se passe chez la jeune plantule issue de spore. De même, on sait que chez ces dernières, le nombre des racines est, au moins au début, équivalent à celui des frondes (cf. Vladesco, 1934) ; ceci est également le cas chez *Hemionitis arifolia*. Mais chez la bulbille, les racines sont, très tôt, plus nombreuses que les frondes. Il est vrai, qu'à plus ou moins brève échéance cette bulbille devra assurer son enracinement.

Des observations de Penon (1959*a*, 1959*b*), reprises et généralisées par Marchal (1962, 1965*b*, 1968) pour un grand nombre de Fougères, y compris *Hemionitis arifolia*, s'est imposée l'idée qu'à la base de l'axe d'une bulbille foliaire la stèle est une solénostèle « qui se résoud rapidement en une dictyostèle » et ce, quel que soit la forme et le degré de tubérisation du bourgeon épiphylle. Il y a « uniformité de structure » chez toutes ces espèces. Le stade de la protostèle est ignoré de ces auteurs. Nous ne pouvons partager cette façon de voir pour *Hemionitis arifolia*, comme d'ailleurs pour *Adiantum capillus-veneris* L. (Nicolas, 1976), si on veut bien négliger le stade de la protostèle en raison de son caractère fugace. Mais sa présence, même passagère, a pour nous une signification importante. Pour ces deux auteurs, « l'existence d'une solénostèle constitue une particularité anatomique qui semble étroitement liée à l'apparition des premières racines du bourgeon

adventif » (cf. Penon, 1959*a*). C'est aussi le cas chez *Hemionitis arifolia* où l'émission de la première racine a lieu en général à la base de la solénostèle, comme chez *Adiantum capillus-veneris* L. (Nicolas, 1976). Mais chez *Hemionitis arifolia* nous avons signalé quelques cas où la première racine est émise au niveau de la protostèle.

Le plus souvent, chez le bourgeon épiphylle de *Hemionitis arifolia*, le stade de la dictyostèle n'est pas encore atteint bien que plusieurs frondes aient été émises. Mais chez quelques bulbilles, la dictyostèle s'observe précocement, alors qu'une seule fronde a été initiée. Ce cas particulier correspond à ce que Penon (1959*a*, 1959*b*) et Marchal (1962, 1965*b*) considèrent comme cas général, lié à la brièveté de la solénostèle.

Dans les cellules du limbe, au voisinage de la bulbille, on n'observe pas cette forte accumulation de grains d'amidon qui est remarquable chez *Adiantum capillus-veneris* L. (Nicolas, 1976). Par contre, dans l'un et l'autre cas, l'accumulation d'amidon est très importante dans les tissus de la bulbille qui offre ainsi un métabolisme glucidique particulier.

BIBLIOGRAPHIE

Auquiere, J. P., 1971. — Histogenèse et trachéogenèse des régénérations de la bulbille de Cystopteris bulbifera. *Phytomorphology*, India 21 (1) : 77-85.

Beyerle, R., 1932. — Untersuchungen über die Regeneration von Farnprimärblättern. *Planta* 16 : 622-665.

Bonnet, A. L. M. & Nicolas, P., 1976. — Les différents modes de ramification du rhizome de l'Adiantum capillus-veneris L. (Adiantaceæ, Filicinée Leptosporangiée). *C. R. Acad. Sci.*, Paris 283 : 623-625.

Brossard, D., 1970. — Évolution de la synthèse d'amidon durant l'organisation des nodules, puis des méristèmes primaires obtenus, in vitro, à partir d'explants de moelle de Tabac. Comparaison avec le point végétatif de la plante entière. *C. R. Acad. Ssi.*, Paris 271 : 56-59.

Brossard, D., 1971. — Étude cytochimique et autoradiographique de la formation des bulbilles foliaires chez le Bryophyllum daigremontianum Berger. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 273 : 630-633.

Chouard, P., 1930. — Régénération de bulbilles sur les feuilles vertes des Liliacées. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 191 : 1146-1148.

Chouard, P., 1933. — L'intervention de l'épiderme dans la formation de bulbilles sur les feuilles vertes des Liliacées. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 197 : 1685-1688.

Christensen, C., 1906. — *Index Filicum.* Hagerup H. ed., Hafniae, 804 p.

Copeland, E. B., 1947. — *Genera Filicum.* The Ronald Press Company ed., New-York, 262 p., 10 pl.

Crabbe, J. A., Jermy, A. C. & Mickel, J. T., 1975. — A new genetic sequence for the pteridophyte herbarium. *Fern Gazette* 11 (2-3) : 141-162.

Goebel, K., 1902. — Regeneration in Pflanzenreich. *Biol. Centr.* 22 : 385-397 ; 417-438 ; 481-505.

Holttum, R. E., 1954-1966. — *Flora of Malaya* ; *Ferns of Malaya*, 2 (2e édition). Government Printing Office ed., Singapore, 653 p.

Hooker, W. J., 1848-1970. — *Species Filicum.* Cramer J. ed. (reprint 1970), Lehre 5, 250 p., 70 pl.

HOOKER, W. J. & BAKER, J. G., 1874. — *Synopsis Filicum.* Robert Hardwicke ed., London, 573 p., 9 pl.

HOSHIZAKI, B. J., 1976. — *Fern Growers Manual.* Knopf A. A. ed., New-York, 280 p.

HOTCHKISS, R. D. & MANUS Mac, 1948. — *Periodic Acid Schiff's (P.A.S.) Reaction. In Botanical Histochemistry,* JENSEN, W. A., 1960. Freeman and Company ed., San Francisco, London, 408 p., 198-199.

JENSEN, W. A., 1960. — *Botanical Histochemistry.* Freeman and Company ed., San Francisco, London, 408 p.

JERMY, A. C., CRABBE, J. A. & THOMAS, B. A., 1973. — *The phylogeny and classification of the ferns.* Academic Press ed., London, 284 p., 32 pl.

JOHANSEN, D. A., 1940. — *Plant microtechnique.* McGraw-Hill ed., New-York, London, 523 p.

KUPPER, G. W., 1906. — Über Knospenbildung and Farnblättern. *Flora* 96 : 337-408.

MAHABALE, T. S., 1960. — Buds in some Indian ferns. *Proc. Summer School Bot.*, Darjeeling : 136-139.

MARCHAL, M., 1962. — *Contribution à l'étude du bourgeonnement épiphylle chez les Fougères tropicales.* Doctorat de 3e Cycle de Botanique Tropicale, Université de Paris, 99 p. dactylographiées.

MARCHAL, M., 1965*a*. — Le bourgeonnement épiphylle spontané des Fougères tropicales. *Adansonia*, ser. 2, 5 : 239-270.

MARCHAL, M., 1965*b*. — Ontogénie des bourgeons épiphylles d'Asplenium bulbiferum. *Bull. Soc. bot. Fr.* 112 : 398-411.

MARCHAL, M., 1968. — Quelques remarques sur l'ontogénie des plantules épiphylles des Fougères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém. : 223-235.

MARCHAL, M., 1969. — Localisation et dimensions des bourgeons épiphylles des Ptéridophytes et des Phanérogames. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém. : 133-145.

NAYAR, B. K., 1956. — Studies in Pteridaceæ. II. Hemionitis Linn. *J. Indian bot. Soc.* 35 : 333-343.

NAYAR, B. K., 1962. — Ferns of India. V. Hemionitis. *Bull. Nat. Bot. Gard.*, India 67 : 1-13.

NICOLAS, P., 1976. — Contribution à l'étude morphologique et histologique de Adiantum capillus-veneris L. (Adiantaceæ), Filicinée Leptosporangiée. *Naturalia Monspeliensia*, ser. Bot., 26 : 129-180, 9 pl.

NICOLAS, P., 1979. — A propos de la ramification de Adiantum hispidulum Sw. (Adiantaceæ, Filicinée Leptosporangiée). *Naturalia Monspeliensia*, ser. Bot., 31 : 1-13, 2 pl.

OGURA, Y., 1938-1972. — *Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes.* Gebrüder Borntraeger ed., Berlin, Stuttgart, 502 p.

PENON, G., 1959*a*. — La structure solénostélique des bourgeons adventifs d'Asplenium dimorphum var. bulbiferum Forst. et sa signification morphogénétique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 249 : 153-155.

PENON, G., 1959*b*. — Les phénomènes de tubérisation dans les bourgeons adventifs des Filicinées : le cas d'Aspidium coadunatum var. gemmiferum Mett. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 249 : 742-744.

PICHI SERMOLLI, R. E. G., 1977. — Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31 (2) : 313-512.

PRÉVOT, P., 1938. — Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la néoformation des bourgeons chez Begonia rex Putz. *Bull. Soc. Roy. Sci.*, Liège 7 : 288-294.

PRÉVOT, P., 1948. — Contribution à l'histologie des phénomènes de néoformation chez Begonia rex Putz. *Revue Scientifique*, Paris 86 : 275-285.

RAO, A. R., 1946. — Notes on the anatomy of Hemionitis arifolia (Bur.) Bedd. *Curr. Sci.*, India 5 : 141-142.

Rao, A. R., 1949. — The prothallus of Hemionitis arifolia Sm. *Curr. Sci.*, India 18 : 349-350.

Rao, A. R. & Patankar, T. V., 1976. — Stomatal features of Hemionitis arifolia (Burm.) Moore. *Proc. Indian Acad. Sci.*, India 83 : 143-146.

Veigh, Mac I., 1937. — Vegetative reproduction of the fern sporophyte. *Botanical Review* 3 : 457-497.

Verdoorn, F., 1938. — *Manual of Pteridology.* Martinus Nijhoff ed., La Hague, 660 p.

Vladesco, A., 1934. — *Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogénie et l'organogénie des Fougères Leptosporangiées.* Thèse Sci., Paris, 142 p.

Achevé d'imprimer le 24 juin 1983.

Les 3e et 4e trimestres de l'année 1982 ont été diffusés le 21 janvier 1983.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 001 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur des collections conservées dans ses Laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules separés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nº 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nº 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nº 1 à 70 ; Botanique, nº 1 à 35 ; Écologie générale, nº 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nº 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977) 1979, 162 p., fig., pl.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

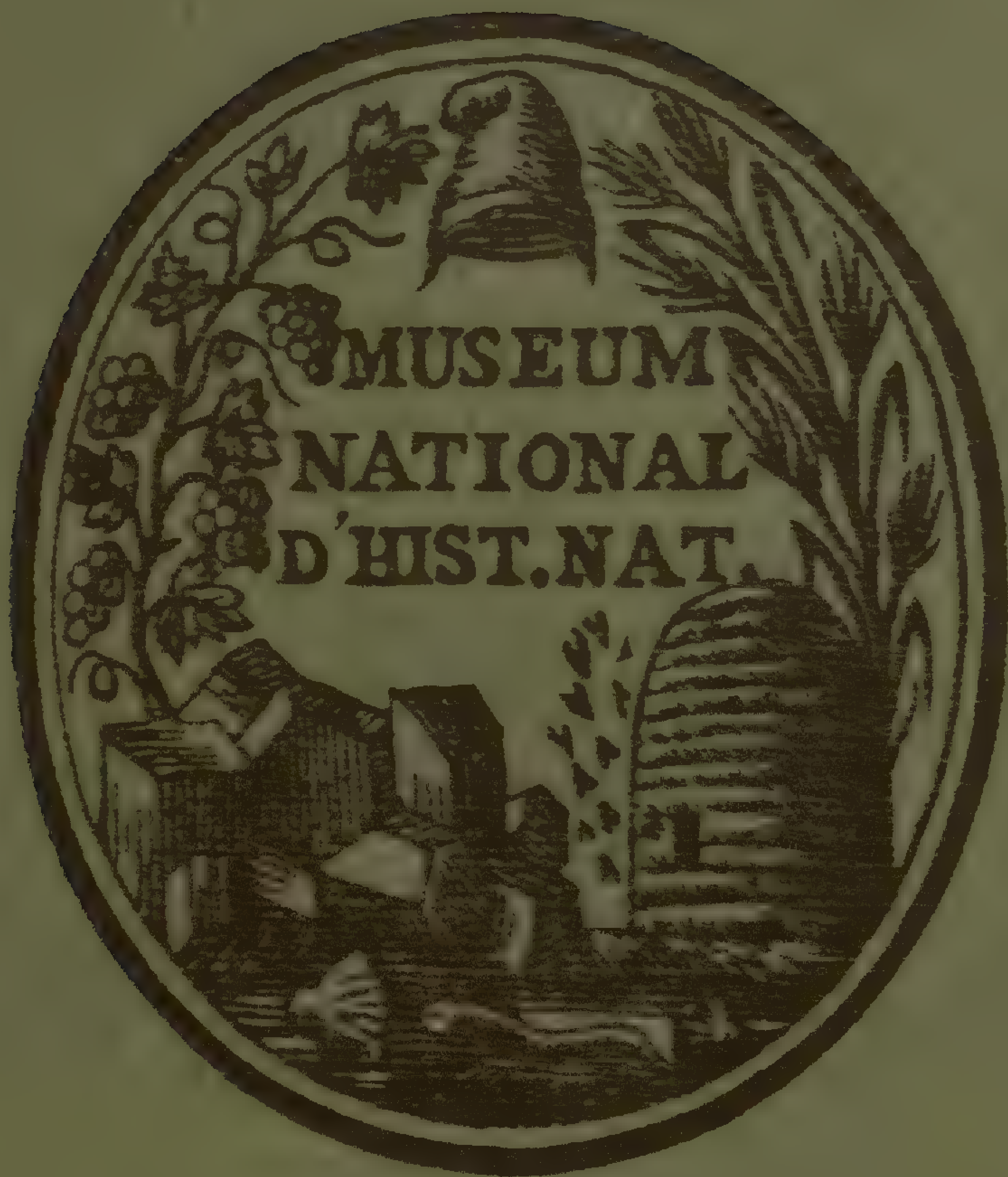
— Flore de Madagascar et des Comores, 88 vol. parus.
— Flore du Gabon, 24 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 19 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 11 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 22 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP. Paris 6.193.02.K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP. Paris 4.481.43.T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP. Paris 14.522.31.T)

Abonnements 1983 : France : 160 F ; Étranger : 190 F.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0240-8937

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

e SERIE T. 5 1983 N° 2

Avril-Juin 1983

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. Bosser, Paris ; E. Boureau, Paris ; F. Ehrendorfer, Vienne ; F. R. Fosberg, Washington ; F. Hallé, Montpellier ; J.-L. Hamel, Paris ; V. H. Heywood, Reading ; L. A. S. Johnson, Sydney ; S. Jovet, Paris ; C. Kalkman, Leiden ; A. Le Thomas, Paris ; R. Letouzey, Paris ; D. Molho, Paris ; R. E. G. Pichi-Sermolli, Perugia ; P. H. Raven, St Louis ; R. Schnell, Paris ; A. Takhtajan, Léningrad ; M. Van Campo, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les clés.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-parts seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1983 (prix h.t.)

Abonnement général (Sections A, B, C) : 1 080 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 670 F.
Section B : Adansonia, botanique : 300 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 195 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 5, 1983, section B, *ADANSONIA*, nº 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

LEROY, J.-F. — André Aubréville (1897-1982) : une œuvre immense et éblouissante sur la forêt tropicale 123

*André Aubréville (*1897-1982*) : a large and bright work on tropical forest.*

HALLÉ, N. — Végétation de l'île Rurutu et additions au catalogue de la flore des îles australes 141

Vegetation of Rurutu island ; additions to the catalogue of the Southern islands flora.

BONSEN, K. & WELLE, B. J. H. ter. — Comparative wood and leaf anatomy of the Cecropiaceæ (Urticales) 151

Anatomie comparative du bois et de la feuille chez les Cecropiaceæ (Urticales).

AKÉ ASSI, L. & PARADIS, G. — Arguments en faveur de l'origine anthropique des savanes littorales de Côte d'Ivoire 179

Arguments for an anthropic origin of the coastal savannahs in Ivory Coast.

NICOLAS, P. — Étude morpho-anatomique de Coniogramme japonica (Thunb.) Diels (Filicinée Leptosporangiée) 189

Morpho-anatomical study of Coniogramme japonica (Thunb.) Diels (Filicineæ Leptosporangieæ).

GÖRTS-VAN RIJN, A. R. A. & PUNT, W. — Studies on the flora of the Guianas. 1. Croton macradenis (sect. Podostachys, fam. Euphorbiaceæ), a new species from the Guianas 199

Études sur la flore des Guyanes. 1. Croton macradenis (sect. Podostachys, fam. Euphorbiaceæ), nouvelle espèce des Guyanes.

LOBREAU-CALLEN, D. — Insectes pollinisateurs et pollen des fleurs à élaiophores .. 205

Pollinating insects and pollen grains of oil-flowers.

GIRAUD, B. — Les cellules perforées des rayons ligneux chez les Euphorbiacées.. 213

Perforated ray cells in Euphorbiaceæ.

ALLORGE, L. & COUDERC, H. — La syncarpie chez Tabernanthe et sa particularité dans la sous-famille des Tabernæmontanoideæ (Apocynaceæ)................ 223

Syncarpy in Tabernanthe ; its particularity in sub-fam. Tabernæmontanoideæ (Apocynaceæ).

PHILIPSON, W. R. — Arthrophyllum (Araliaceæ) in New Caledonia : an amendment. 237

Arthrophyllum (Araliaceæ) en Nouvelle-Calédonie : additions.

Revue bibliographique 239

Reviews.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 123-140.

André AUBRÉVILLE (1897-1982) : une œuvre immense et éblouissante sur la forêt tropicale

J.-F. Leroy

Le Professeur A. Aubréville s'est éteint le 11 août 1982. Prenant acte d'un affaiblissement de sa mémoire, il avait mis fin à son activité scientifique en 1980. Arrêt brusque, et bien dans sa manière : celle d'un homme de pleine conscience, net, courageux, réaliste. Mon Maître, Auguste Chevalier, avait une grande admiration pour A. Aubréville : ils entretenaient d'étroits rapports et se rencontraient de temps en temps. Au Laboratoire d'Agronomie Tropicale où, vers 1950, j'étais jeune sous-directeur, le nom d'Aubréville était auréolé de légende. Éminent spécialiste de la grande forêt tropicale d'Afrique, il en imposait par l'aisance avec laquelle il tentait la démesure d'en embrasser les problèmes. L'un de ses élèves, mon ami Didier Normand, qui allait se distinguer dans le domaine de l'anatomie des bois tropicaux, lui vouait un immense respect, et nous le désignait comme un homme aux capacités exceptionnelles, dans l'action comme dans la science. Ce dont témoignaient ses titres dès 1950 : Inspecteur Général des Services forestiers de la France d'Outre-Mer, il était titulaire de la Croix de guerre 1914-1918, avec trois citations, et de la Médaille Militaire ; il avait déjà publié une série de six volumes, aujourd'hui classiques, sur les forêts de l'Afrique tropicale. Mais des capacités aussi éblouissantes ne pouvaient que faire trembler — nous tremblions presque me semble-t-il — ceux dont le frais savoir brillait par la fragilité de ses assises. Les forestiers français sont des militaires et A. Aubréville symbolisait la corporation avec un incomparable panache, mais il avait su rester fidèle à sa formation et à la spontanéité de ses premiers élans tout en s'engageant à fond sur le plan de la recherche et même de la réflexion spéculative. L'œuvre du forestier-botaniste Aubréville est l'une des plus belles qui aient été produites en France au cours de notre vingtième siècle : par le volume des faits et des idées, par l'ampleur des vues touchant au changement des milieux dans l'espace et le temps, par l'intelligence passionnée et finalement par l'unité d'une pensée rationnelle et féconde, constamment soucieuse d'hypothèse et de théorie, elle a pris et gardera une place unique. Et une place certaine dans l'histoire des sciences.

Il y a chez Aubréville deux exigences : l'une, d'ordre factuel et descriptif, concerne l'inventaire, la définition, la nomenclature ; l'autre relève de la problématique et de la théorie : elle porte sur l'élaboration des matériaux en vue de la coordination, de l'intégration, de la compréhension historique. Exigences qui se rejoignent l'une l'autre un peu à la manière d'une spirale pour marquer un degré d'élévation dans la connaissance. Quand il arrive en Côte d'Ivoire, en 1925, et que, pour la première fois, il entre en contact avec la grande forêt dense humide de la Côte d'Ivoire, le jeune forestier reçoit un grand choc. « Je fus brusquement, écrit-il, en présence d'un monde végétal totalement inconnaissable

pour moi ». Aussitôt, sa décision est prise. A partir de ce jour, le forestier se double du botaniste. Le travail va comporter trois opérations fondamentales : 1) constituer une collection sous la forme d'un herbier, 2) dessiner et décrire sur le vif les caractères des espèces, 3) envoyer les spécimens séchés, pour étude, au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum. Dès lors des liens de travail étroits se nouent avec le Muséum, et en particulier avec le botaniste de l'Afrique, François Pellegrin. La première phase de cette collaboration prendra une dizaine d'années et elle aboutira à la publication en 1936 d'un magnifique ouvrage en trois tomes : la « Flore Forestière de la Côte d'Ivoire ». Ouvrage de 890 pages avec 351 planches de la main de l'auteur. Réalisé grâce à un travail obstiné, à la fois sur le terrain et au laboratoire : il était une somme d'une immense valeur, et sans équivalent, somme quant à l'inventaire (276 genres, 600 espèces dont 133 espèces de très grands arbres. Les familles les plus importantes par le nombre d'espèces étaient mises en évidence : Légumineuses, 97 esp. ; Euphorbiacées, 53 esp. ; etc.), somme quant aux caractères et renseignements introduits. Le forestier Aubréville, devenu par nécessité botaniste, avait passé une année au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, en 1935. En contact permanent avec F. Pellegrin, disposant des herbiers et d'une riche bibliothèque spécialisée, il avait pu mettre une dernière main particulièrement éclairée à son manuscrit. Toutes les garanties avaient été prises pour produire une œuvre fondamentale, et, sans aucun doute, elle l'était. C'était une « flore vivante », qui était offerte, et décrite simplement, avec des caractères souvent négligés par les botanistes. Livre de chevet, aujourd'hui encore, pour tous ceux qui s'intéressent à la forêt africaine, qu'ils soient forestiers, botanistes, agronomes ou simplement amateurs. C'est un livre pratique et pour la pratique, mais d'une telle qualité qu'un grand ouvrage savant de Botanique, comme le Traité d'Emberger s'y est référé abondamment. Ce livre marquait une entrée magistrale de son auteur en Botanique descriptive. Il devait être suivi, entre 1936 et 1950, de la publication de cinq ouvrages : « La Forêt coloniale. Les Forêts d'A.O.F. » (1938) ; « Richesses et Misères des Forêts de l'Afrique Noire Française » (1948) ; « Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale » (1949) ; « Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale » (1959) ; « Flore forestière soudano-guinéenne » (1950). Avec cette dernière, Aubréville quittait, ce sont ses propres termes, « le domaine de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire pour celui des steppes, savanes, savanes boisées et forêts claires de la vaste région soudano-guinéenne allant du nord au sud, de la limite méridionale du Sahara à la forêt dense guinéenne ; de l'ouest à l'est, du Sénégal au lac Tchad, et plus loin encore à la limite du Tchad et de l'ancien Soudan anglo-égyptien, c'est-à-dire à la limite des bassins du Congo et du Nil ». La Flore forestière soudano-guinéenne (1 vol. de 523 p.) traite de 189 genres, 458 espèces. A la différence de celle de la Côte d'Ivoire, les planches ne sont pas de l'auteur mais de J. Adam, et aucune espèce nouvelle n'y est décrite. Tout l'effort a porté sur le souci de clarté, la recherche de tout ce qui peut aider à la détermination, l'analyse des conditions écologiques et des adaptations, la redéfinition des limites chorologiques (40 cartes chorologiques concernant près de 250 espèces). L'auteur a voulu, là encore, allant jusqu'à prendre certaines libertés par rapport aux canons de la botanique traditionnelle, produire un ouvrage accessible à une large gamme d'utilisateurs : il est d'une excellente tenue, écrit avec aisance et avec la compétence que donne une expérience exceptionnelle. C'est aussi un grand livre, toujours classique : fruit d'une analyse qui avait demandé une douzaine d'années de pratique sur le terrain et de réflexion il bouclait le cycle d'une formation permanente de l'auteur entre-



Le Professeur A. Aubréville, dans son bureau au Laboratoire de Phanérogamie (photo P. Guex, 1968).

prise vingt-cinq ans auparavant. Cycle aussi d'une élaboration de la pensée qui atteignait précisément son sommet et qu'un ouvrage immortalisera : « Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique Tropicale », doublé, la même année, d'un chapitre supplémentaire ayant pris la forme d'un petit volume sur « la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale ».

Dans un « Aperçu sur la carrière », figurant dans sa Notice de Titres (1964), AUBRÉVILLE écrit : « A ma sortie de l'École Polytechnique, en 1922, je me destinais à une carrière d'ingénieur lorsque fut créé le cadre général des Inspecteurs des Eaux et Forêts des Colonies. Étant lorrain, et ayant fait mes études secondaires au Collège de Pont-à-Mousson, puis au Lycée de Nancy, je connaissais la réputation de l'École Forestière de Nancy ; j'avais aussi un vif goût pour la forêt, et depuis mon enfance je ne rêvais que colonies. Le destin me souriait donc en m'ouvrant à l'heure du choix la perspective d'une carrière comme je n'en imaginais pas de plus belle. C'est ainsi qu'entrant à l'École Nationale des Eaux et Forêts, je quittai le domaine des mathématiques pour celui des sciences naturelles et de l'art du forestier. Cette carrière de forestier et de colonial fut commencée dans l'enthousiasme. Les forêts africaines, c'était pour moi l'inconnu et l'avenir. J'ai participé à la création des services forestiers, contribué à définir une politique forestière, classé les premières réserves et créé les premières plantations en Côte d'Ivoire ; j'ai avec continuité, en trente ans de fonctions, essayé de connaître à tous points de vue les forêts africaines, forêts denses équatoriales de la Côte d'Ivoire, du Cameroun et du Gabon, savanes boisées soudanaises, steppes sahéliennes du Sénégal et du Niger ». Diplômé d'Écoles prestigieuses, comblé dans ses vœux, plein d'enthousiasme — malgré la guerre qui l'avait atrocement frappé — voilà ce qu'était le jeune forestier en arrivant en Côte d'Ivoire. Le botaniste, qu'il devient presque aussitôt, restera profondément marqué par son orientation professionnelle : il s'intéressera peu aux plantes herbacées, peu aussi aux flores tempérées ; il ne sera jamais vraiment — comparé à François PELLEGRIN, par exemple — un homme de laboratoire. Jamais non plus un théoricien de la morphologie végétale. La systématique elle-même, à laquelle il se consacrera longuement tout au long de sa carrière, ne le retiendra que sous l'angle de l'application. Le problème qui l'a frappé et détermine la voie à suivre est celui du forestier-botaniste. Confronté à un monde d'une complexité infinie dont on ignore les mécanismes, celui des milieux tropicaux arborés, il fera un immense travail d'analyse poursuivi quotidiennement pendant trente années, mais il ne le fera que dans la perspective d'aboutir à une compréhension globale. Il poussera dans ce sens jusqu'à la limite nécessaire à l'identification des espèces, ayant en vue le service qu'on en tire ou sur le plan pratique de l'exploitation ou sur le plan théorique relativement au tout. Plus que les espèces, c'est la forêt, y compris la savane arborée, qu'il veut déchiffrer : densité des peuplements, diversité spécifique, conditions de vie, genèse, dégradation, reconstitution, stérilisation, mesures à prendre pour tirer profit ou améliorer l'exploitation ou sauvegarder, ... D'où l'intérêt qu'il porte à l'espace, au milieu physique, au climat, et au dynamisme génétique des ensembles : la chorologie, la biogéographie, la bioclimatologie ont été ses domaines de prédilection, et il y a été d'une admirable maîtrise. Ses magistrales Flores sont toutes proches encore des grands ensembles vivants ; on les lit un peu comme on parcourt la forêt, à cette différence près qu'elles en sont des traductions scientifiques mises à la portée de tous. Il n'y a qu'à lire et regarder : avec un morceau d'écorce, une fleur, un fruit, une feuille, l'inspection du port, les arbres géants deviennent immédiatement déterminables. Et la grande forêt est une amie.

Mais une œuvre de cette ampleur amène nécessairement son auteur au niveau de la plus profonde réflexion spéculative et des hypothèses. AUBRÉVILLE, très tôt, a été tenté par ces problèmes d'ordre général qui relèvent de la pensée universelle. Plus que son prédécesseur, le grand botaniste et explorateur Henri HUMBERT, il a eu le goût de la théorie. Il s'est interrogé sur les mécanismes qui ont présidé à l'installation de nos présentes flores tropicales, à leur composition, à leur genèse, en rapport avec l'évolution des conditions de milieu. Son objectif a été bel et bien l'étude d'un des aspects majeurs de l'évolution planétaire. Dans nombre d'articles, il a développé des idées théoriques, des hypothèses relevant de la phytogéographie, de l'écologie, de la bioclimatologie ou même d'une problématique plus générale : paléohistoire des forêts, savanisation tropicale et glaciations quaternaires, problèmes de la mangrove, changements de climat depuis l'ère paléozoïque, la théorie astronomique de E. BERNARD et ses conséquences sur les déplacements de la forêt équatoriale africaine, etc. « Il ne s'agit, écrit-il, que d'hypothèses que des documents paléontologiques et autres infirmeront ou confirmeront plus tard. Leur mérite actuel est au moins d'attirer l'attention sur tous ces faits biogéographiques qui, étant des faits, appellent des explications tout autant que les documents géophysiques et fossiles eux-mêmes ».

A défaut de pouvoir évoquer tous les aspects d'une œuvre extrêmement variée, nous aimerions nous étendre assez longuement sur ce qui peut en être considéré comme la conclusion et finalement la justification. C'est dans le fameux ouvrage « Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale » que pour la première fois AUBRÉVILLE propose la grandiose et brillante hypothèse sur la migration massive vers le sud de ce qui fut la forêt tropicale saharienne. Voici les faits : les formations forestières sèches de l'Afrique boréale occidentale sont remarquablement pauvres comparées aux formations homologues de tout le reste de l'Afrique : Afrique somalienne, orientale et australe. Mais la communauté de ces flores est cependant bien marquée. Donc, d'une part pauvreté boréale, d'autre part identité fondamentale avec les flores australes. Interprétation : A une certaine phase de l'ère tertiaire, la forêt tropicale était située sur l'emplacement actuel du Sahara (il y a sur cette hypothèse un ensemble de témoignages). Au sud, la flore sèche occupait un immense territoire. En descendant vers son emplacement actuel, la forêt tropicale a submergé une grande partie de la flore sèche boréale, laquelle a réussi à se maintenir en certains points favorables, sur les montagnes par exemple. Celle-ci n'est donc qu'une flore vestigiale. « Ensuite se produisit la poussée vers l'ouest de certaines espèces de la flore sèche éthiopienne ». L'ouvrage se termine par un admirable chapitre consacré à la désertification de l'Afrique tropicale et qui rejoint, par la justesse de l'analyse et la force de la conviction, le grand livre de J.-P. HARROY publié quelques années auparavant. Tout l'art d'AUBRÉVILLE pour conduire un raisonnement, finesse et méthode réunies, s'exprime ici dans sa plénitude. On part du fait : l'envahissement général de l'Afrique tropicale par les savanes. Tout le livre est une étude parallèle des climats et des formations forestières correspondantes, afin que le forestier puisse envisager la recherche de nouvelles introductions heureuses d'espèces de reboisement. Mais le goût de la science fondamentale dans un cadre général trouve là, bien entendu, matière à réflexion, chez un auteur toujours tourné vers la compréhension profonde des choses de la nature. « Maintenant, écrit-il, que notre étude descriptive et comparative des climats et des forêts est achevée nous allons donc aller au-delà et, nous appuyant sur les faits et le raisonnement écologique, tenter un essai sur

la question déjà souvent discutée et parfois présentée d'une façon alarmante, de l'extension des déserts en Afrique tropicale ». Comme dans toute théorie scientifique, AUBRÉVILLE part de la constatation de certaines *singularités* : des « anomalies écologiques qui demandent des explications ». Pourquoi trouve-t-on des formations semblables sous des climats différents et sous des climats semblables des formations dissemblables ? Par exemple des savanes boisées ou même des savanes arbustives ou nues sous des climats ici très humides (climat guinéen) et là très secs (climat soudano-guinéen). « De semblables rapprochements aberrants (pourraient) faire douter de la solidité des conceptions fondamentales de l'écologie... » Les pages d'AUBRÉVILLE sur ces problèmes sont d'une très grande acuité, d'une très grande profondeur. En fait, il faut distinguer entre formations climaciques et formations secondaires, ces dernières étant en équilibre instable et le plus souvent en mouvement régressif. AUBRÉVILLE établit ici que les singularités écologiques procèdent de l'évolution naturelle, indépendamment de l'action humaine. « La dégradation ne provient pas seulement des mauvaises techniques agricoles, des feux de brousse, des méthodes de colonisation destructives, écrit A. CHEVALIER dans la préface. C'est un des grands mérites de Monsieur AUBRÉVILLE, d'avoir montré que la régression de la forêt dense en Afrique tropicale a débuté à une époque très ancienne. Elle est aussi d'ordre climatique. Elle a commencé à une époque où l'homme n'existait pas encore, à une période géologique où la forêt reculait déjà devant l'érosion, devant l'apport des sables et la diminution des pluies ». Mais c'est aussi en fonction des conditions naturelles qu'il porte jugement sur l'extension de la forêt tropicale humide. Conduit par ce qu'il appelle le « raisonnement écologique » il la définit presque mathématiquement : strictement par référence aux conditions climatiques de pluviosité et d'humidité atmosphérique. On peut donc tracer les limites théoriques de la forêt tropicale humide : on voit alors que l'aire virtuelle de celle-ci est presque le double de ce qu'elle est réellement aujourd'hui. D'où le problème : y-a-t-il régression ou progression de la forêt humide ? Les savanes marginales sont-elles de nature climatique et donc originelles, ou sont-ce comme une immense cicatrice de ce que fut la forêt ? Elles se présentent sous un aspect parfaitement comparable aux authentiques savanes boisées où les conditions climatiques sont strictement incompatibles avec la forêt dense. Il faut suivre ici le déroulement inflexible du raisonnement d'AUBRÉVILLE, lire les pages où s'éploie, dans son style coulé habituel, à la fois simple, peu étudié, puissant, tant de conviction, tant d'intelligence. Pages d'un très grand naturaliste qui a su comprendre, peut-être comme jamais personne avant lui, ce qu'était la marche du temps sous les tropiques, là où la vie, quelque débordante et jaillissante qu'elle soit, s'éteint à l'échelle planétaire. Le jugement est catégorique : la forêt humide a régressé et régresse de nos jours de façon gigantesque. Dans l'examen des singularités écologiques prennent place d'autres problèmes : origine des forêts claires, rupture brusque entre la forêt ombrophile et la savane nue ou boisée qui lui succède, nature et origine des savanes qui séparent forêt claire (à *Brachystegia, Isoberlinia, Uapaca*, etc.) et forêt dense humide. Je ne puis résister à rappeler, en rapport avec la subtilité de l'analyse, celle, presque provocante et apparemment paradoxale, de l'hypothèse. C'est parce que les conditions sont très favorables qu'en définitive les formations forestières (savanes boisées et forêts claires) de l'Afrique tropicale boréale se dégradent au profit de la savane nue. « La savane est d'autant plus épaisse, plus haute, plus vivace et envahissante que le sol est bon et le peuplement forestier dégradé ; plus ce peuplement s'éclaircit, tant par la dégénérescence de chaque individu que par la diminution de leur nombre, plus la savane

règne en maîtresse. Le feu de brousse qui amène l'avènement de sa royauté continue d'en être le soutien : il annihile toute possibilité de concurrence et de retour à la végétation forestière ».

Aubréville a été un homme d'apparence pondérée, un logicien calme et tenace, et comme retiré en soi-même, mais aussi d'une très vive sensibilité et dont l'imagination créatrice n'avait jamais de cesse, ni de limite. Homme de patience aussi, il a, pendant des dizaines d'années, tenté de faire corps avec l'Afrique tropicale, de la sentir, d'en déceler l'âme. Finalement, il a conclu : l'homme blanc, la colonisation ont sans doute été néfastes, et ils semblent responsables de la destruction de la forêt dense humide, mais le fléau du déboisement est bien antérieur à la phase actuelle. Il y a eu de grands incendies dans toute l'Afrique tropicale avant l'arrivée des Européens.

Aubréville a donné des explications pertinentes quant à la disparition semblant aberrante de certaines formations forestières de type humide ou semi-humide, telles les forêts de l'Ouest et des hauts plateaux malgaches, ou la forêt foutanienne en Guinée : ce sont en fait des forêts grandement instables, survivant en quelque sorte dans un milieu qui s'est sensiblement modifié (4 à 6 mois de sécheresse) et de ce fait d'une vulnérabilité extrême vis-à-vis des feux seuls ou des feux et du défrichement associés. « Reliques d'un lointain passé » ; « témoins d'anciens climats humides » ; « nous assistons aujourd'hui aux derniers épisodes de la liquidation très rapide de ce passé ».

La conclusion générale d'Aubréville, c'est que le climax forestier (celui des formations *fermées*, humides ou sèches) est le seul climax climatique de l'Afrique tropicale soumise à une assez longue saison des pluies ; les savanes africaines ne sont pas en majorité des savanes climatiques. Au-delà de la savanisation, il y a la désertification et Aubréville l'a beaucoup étudiée : là le phénomène est beaucoup moins sensible à l'échelle de la durée de vie humaine : il est comparable aux grands mouvements géologiques ou cosmiques. L'analyse d'Aubréville relative à l'action des facteurs climatiques illustre bien aussi avec quelle sûreté à base d'intelligence, de bon sens et d'imagination, il progresse dans ses raisonnements, et finalement dans l'élaboration de vues nouvelles, souvent éclatantes dans la forme comme dans la teneur, et portées par un souffle hors du commun. On n'oubliera pas, entre autres admirables sentences, celle, si bien venue ou, utilisant la parabole, il édicte qu' « il faut considérer en particulier les forêts denses humides comme prolongeant l'action des mers vers le centre du continent, et en quelque sorte, au point de vue de la pluviosité et de l'humidification de ce continent, regarder les lisières intérieures de la forêt comme le rivage de l'océan ». Aubréville a aimé rassembler en des phrases bien frappées tel ou tel de ses jugements et par cette méthode il a tenté des pénétrations dans la mentalité un peu inerte de l'opinion à tous les niveaux, s'ouvrant des voies pour convaincre. En fait, son goût mathématicien le poussait vers la conclusion où la vérité fait corps avec l'harmonie, avec une certaine beauté, et devient évidence. La conclusion est aussi le terme d'un raisonnement souvent long, d'une marche plutôt lente, bien dirigée, mais soumise à toutes les incidences d'un parcours compliqué qui en sont comme ce qui conditionne la gestation ; d'où, chez l'auteur, ce sens de la formule, ce besoin ou ce don de condenser, je dirais presque de graver, qui revient à chaque étape de la longue réflexion ; et s'exprime par le mot-choc, le raccourci, le paradoxe même. Sa conviction est telle que la science dans ce livre atteint à l'épopée : lisez donc cette page qui sera retenue dans les anthologies où l'auteur se fait cinéaste imaginaire et fait défiler sous nos paupières fermées le cauche-

mar du futur immédiat de notre pauvre et chère Afrique : « Les forêts épaisses se rétrécissent et disparaissent comme des taches qui s'évaporent. Les arbres des forêts claires et des peuplements de savanes s'espacent de plus en plus. Partout la peau nue de l'Afrique apparaît lorsque son léger voile verdoyant de savane brûle en ne laissant dans l'atmosphère qu'une brume grisâtre de poussière. La terre arable est emportée par les eaux jaunes des rivières en crue. Des plaques de sol stérile décapé, portant quelques touffes d'herbes autour d'arbustes aux racines déchaussées, font penser à une sorte de lèpre qui s'étend sur la face de l'Afrique ; ailleurs ce sont de grandes dalles ferrugineuses rocheuses brun noirâtre qui affleurent. De grands bancs de sable se déposent dans les lits des rivières et des fleuves autour desquels des filets d'eau serpentent en saison sèche. Des milliards et des milliards de petits monticules rouges ou gris se multiplient régulièrement sur le sol ; ce sont les grandes termitières dont les communautés se sont partagées les débris de la végétation forestière dépérissante ou recherchent la fraîcheur relative de sa sève. Les montagnes sont splendidement nues, leurs ravins d'érosion, leurs fractures sont découpés en lignes précises, leur structure apparaît admirablement. Au-dessus de toutes ces terres l'atmosphère vibre d'une chaleur intense. Les terrains alluvionnaires, les sables, les vallées sont intensivement cultivés ; en saison sèche les vents soulèvent au-dessus d'eux des nuages de poussière. Dans les steppes d'épineux, qui à perte de vue préparent l'entrée au désert, les arbustes s'espacent de plus en plus, leur régénération ne se fait plus ; les pluies ont cessé ou n'apparaissent plus que très irrégulièrement, les vents qui amenaient les pluies d'été n'étant plus assez humides. Ailleurs ce sont les arbres à larges feuilles qui un par un se dessèchent et meurent ; aucun jeune sujet ne s'installe pour les remplacer mais, en compensation, des épineux se groupent comme s'ils étaient favorisés par la saison sèche devenue plus longue et plus aride. Les noirs des savanes ont abandonné les régions devenues trop sèches pour les régions plus humides où les cultures vivrières sont toujours possibles ; les habitants de l'ancienne forêt cultivent toujours sur leurs terres bien arrosées par les pluies, bananiers, manioc, igname, etc..., et ne remarquent aucun changement dans le paysage où ils vivent ; ils disent que leurs ancêtres les plus lointains ont toujours connu dans leur pays ces hautes herbes et ces brousses basses, mais ils abandonnent leurs plantations de caféiers et de cacaoyers qui dépérissent et sont attaquées avec virulence par les champignons et les insectes. Des palmiers à huile empanachent les thalwegs et les bords des rivières, mais ils ne sont plus exploités que pour la consommation locale, leur exploitation ayant cessé d'être rentable. Pendant la saison sèche, l'Afrique entière flambe, des lignes de feu courent partout, chassées par les vents secs, sans qu'aucune parcelle soit indemme ; c'est signe de grandes réjouissances parmi les populations, car le temps de la chasse aux rats est venu ». Parabole grinçante, où je ne crois pas que le mépris ait sa place, mais qui exprime le ton aubrévillien, un peu détaché, apparemment hautain, de la passion.

Mais le mot de la fin sera à l'opposé du désespoir : les maux très graves dont souffre l'Afrique ayant avant tout des causes humaines, celles de l'homme qui *défriche* et qui allume des *feux*, ces maux peuvent être combattus et enrayés. Nous sommes là devant une responsabilité internationale.

La représentation de la nature chez Aubréville a pris les traits d'une grande épopée cosmique ramenée à l'échelle humaine et animée de ce fait de façon sensible : les flores avancent et reculent comme des mers ou comme des fronts à la guerre, en s'adaptant, en réduisant ou en augmentant leurs effectifs. Conception essentiellement mobiliste qu'appuient

de nombreux faits jusqu'alors non perçus. Mais Aubréville lui-même a bien senti ce que pouvaient avoir de fragile ces démarches hardies de l'imagination. « Est-ce un simple roman ? se demande-t-il dans sa « Contribution à la paléohistoire ». L'avenir le dira. Il restera toujours les faits, même si nos hypothèses n'étaient qu'imaginaires ; et puis, pour nous, après avoir écrit beaucoup de pages arides sur les climats et la systématique botanique de l'Afrique tropicale, il nous restera ce beau rêve et cette récompense d'avoir vu courir les flores sur l'Afrique, chassées comme des hordes sauvages ».

Aubréville aura connu le « beau rêve » qui doit être l'aboutissement d'une vie entière consacrée à la science : l'aridité et les servitudes techniques de la recherche menant à un horizon mieux éclairé, presque à la découverte d'un monde nouveau plus serein. Quand en 1958-1959, au cours de deux séjours de deux mois au Brésil, il esquisse une hypothèse de travail sur les forêts, rien ne lui paraît parfaitement étrange. Le compte rendu qu'il en publie, sous la forme d'un volume, en 1961, montre à quel point l'outil intellectuel est mis au point : d'emblée, il retrouve comme en Afrique, les « aberrations écologiques » : pourquoi des « forêts sèches semi-décidues », ou des « savanes à boqueteaux » en pleine forêt amazonienne ? Pourquoi ces fameuses forêts à babassu (le babassu est un des plus beaux palmiers du Brésil) ? Il y a chez Aubréville un entêtement à déceler les problèmes et à tenter de les résoudre : c'est une méthode. L'indice le plus infime ne lui échappe pas. L'acuité de son expérience est telle qu'elle confine à l'intuition. En parcourant la route entre la forêt amazonienne et la catinga du Nord-Est, le paysage défile sous ses yeux, presque incompréhensible d'abord. Puis rapidement, l'intelligence des choses s'impose à lui. Le babassu ne vit pas dans la forêt sèche décidue ou semi-décidue, mais il subsiste dans les formations intermédiaires, là où il y avait autrefois une forêt dense à babassu. Le pays était alors partagé en forêt des vallées à babassu et forêt sèche sur les collines pierreuses : tout cela aujourd'hui à l'état vestigial.

Le travail d'Aubréville a exigé aussi un effort physique très grand : il fallait tenir le plus souvent dans des conditions extrêmement dures d'isolement et d'adversité. « Au point de vue pratique, écrit-il dans sa relation sur l'Amazonie, les opérations d'inventaire sont simples, mais demandent beaucoup de minutie et d'attention, ce qui n'est pas toujours facile dans une température d'étuve (à Manaos, en forêt, un jour, à midi dans le Carrasco, j'ai mesuré 32° et 75,5 % d'humidité relative, soit 26 mm de tension de vapeur d'eau), dans l'agacement des moustiques, des petites mouches qui tiennent absolument à se loger dans les oreilles, et des fourmis qui vous disputent le moindre pouce de terrain, sans oublier celles qui vous tombent dans le cou sous les arbres myrmécophiles ».

*
* *

Dans ces notes brèves qui laissent de côté un grand nombre d'aspects de l'œuvre si riche d'Aubréville, je n'ai eu pour but que de tenter de saisir un mouvement, celui qui se dessine et s'impose comme l'élément structurant de la création chez un homme voué aux problèmes de la connaissance. Élément qui naît de la confrontation du jeune ingénieur et d'une réalité, la forêt tropicale. Élément qui est finalement leitmotiv et conclusion de l'interrogation quotidienne d'une vie : Aubréville a pu imaginer, par référence à nombre de faits présents, une histoire des formations forestières tropicales. Il les a analysées, définies, figurées, reliées au passé, conçues dans leur genèse et dans leur devenir. Chacun

de ses livres a été accueilli dans le monde comme ceux que l'on attend de l'un des quelques grands experts que produit une génération. Je devrais aussi commenter longuement la dernière partie de sa vie active, quand, entre 1960 (il est nommé Professeur au Muséum en 1958 ; il sera élu à l'Académie des Sciences en 1968) et 1980, il infléchit nettement ses recherches vers la systématique mais les conditions d'impression m'imposent d'être bref. On lui doit en particulier d'avoir redonné vie et renom au périodique « Adansonia » et fondé trois grandes Flores, toujours en cours de publication par fascicules : Flore du Gabon, Flore du Cameroun, Flore de la Nouvelle-Calédonie. Il a rédigé lui-même certaines familles, telles les Cæsalpiniacées, les Sapotacées. Il s'est beaucoup attaché tout au long de sa carrière à la famille des Sapotacées et il a publié une masse de documents la concernant, mais le temps lui a manqué pour en mener à son terme la monographie complète.

Ce qu'il faut souligner encore, c'est que cet homme qui est arrivé au sommet de la hiérarchie, aussi bien dans le cadre des forestiers que dans celui de l'Éducation nationale, et qui a eu beaucoup de responsabilités et de très lourdes charges administratives, n'a jamais cessé de poursuivre activement ses travaux personnels de chercheur. Il a su tout naturellement conduire harmonieusement l'entreprise, la collectivité et, d'autre part, le développement de sa propre recherche ; rester passionné, imaginatif, disponible, tout en dirigeant avec fermeté un énorme service d'abord, un lourd laboratoire ensuite. Il a eu au plus haut degré le sens du devoir, le souci d'efficacité, et même le goût de la discipline, et dans le meilleur sens du terme, celui du commandement, mais il a voulu lui-même se montrer exemplaire, payer de sa personne, dans la discrétion, mais jusqu'à l'extrême limite ; et, finalement, l'image qu'il laisse est celle du dépassement. L'homme a été héroïque et généreux, plein de rigueur et de foi. Quant au savant, il appartient à la lignée de ceux qui marquent une époque : l'œuvre se détache par l'ampleur, par la clarté, par la hardiesse et l'envergure de la pensée, par la richesse et l'unité du dessein.

J.-F. Leroy.

PRINCIPAUX TITRES, FONCTIONS ET DISTINCTIONS HONORIFIQUES

Né le 30 novembre 1897 à Pont Saint-Vincent (Meurthe-et-Moselle).
Ingénieur de l'École Polytechnique (1922).
Ingénieur des Eaux et Forêts (1924).
Inspecteur des Eaux et Forêts en Côte d'Ivoire, puis chef du Service des Eaux et Forêts (1925-1937).
Inspecteur général des Forêts de l'A.O.F. (1938).
Chargé du cours d'économie forestière tropicale à l'École nationale des Eaux et Forêts (1946-1955).
Président de la Société botanique de France (1951-1952).
Membre de l'Académie des Sciences d'Outre-Mer (1954).
Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (1958).
Directeur du Laboratoire de Botanique phanérogamique tropicale de l'École Pratique des Hautes Études (1959).

Membre de l'Académie d'Apiculture de France (1959).
Vice-Président du Centre technique forestier tropical (1962).
Élu à l'Académie des Sciences (1968).

Entre 1935 et 1965, le Professeur AUBRÉVILLE a effectué de nombreuses missions en Afrique tropicale, à Madagascar, en Jordanie, au Brésil, aux U.S.A., au Venezuela, au Costa Rica, en Guyane, au Mexique, au Cambodge, en Australie, à Tahiti et en Nouvelle-Calédonie.

Il était, en particulier, titulaire de la Croix de Guerre 1914-1918 (3 citations), Médaillé militaire et Officier de la Légion d'Honneur (1958).

LISTE DES PUBLICATIONS

PRINCIPALES PUBLICATIONS

Flore forestière de la Côte d'Ivoire (1936), 3 vol. ; 2e éd. (1959).
La forêt coloniale. Les forêts de l'A.O.F. (1938), 1 vol.
Richesses et misères dans les forêts de l'Afrique noire française (1948), 1 vol.
Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale (1949), 1 vol.
Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale (1949), 1 vol.
Flore forestière soudano-guinéenne (1950), 1 vol.
Étude écologique des principales formations végétales du Brésil (1961), 1 vol.
Flore du Gabon 1, Sapotacées (1961) ; 3, Irvingiacées, Simaroubacées, Burséracées (1962).
Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, ser. 2 (1962).
Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam 3, Sapotacées (1963).
Flore du Cameroun 2, Sapotacées (1964).
Les Sapotacées. Taxonomie et phytogéographie. *Mém. Adansonia* (1965).
Principes d'une systématique des formations végétales. *Adansonia*, ser. 2 (1965).
Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 1, Sapotacées (1967).
Flore du Gabon 15, Légumineuses, Césalpinioïdées (1968).
Vocabulaire de biogéographie appliqué aux régions tropicales. *Adansonia*, ser. 2 (1970).
Flore du Cameroun 9, Légumineuses, Césalpinioïdées (1970).
Les origines polytopiques des Angiospermes. Essais chorologiques. *Adansonia*, ser. 2 (1974).
Flore de Madagascar et des Comores, Sapotacées (1974).
Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales. *Adansonia*, ser. 2 (1976).

LISTE CHRONOLOGIQUE

1929. — Comment constituer une forêt tropicale de rapport. *Rev. Bot. appl.* 9 : 560-568.
1930. — Essai d'identification des Méliacées de la Côte d'Ivoire. *Act. et C. R. Ass. Col. Sc.* 57 : 65-71 ; 58 : 92-99.
— Les forêts réservées de la Côte d'Ivoire et leur enrichissement. *Ibid.* 59 : 111-119.
— Les Sterculiacées de la Côte d'Ivoire. *Ibid.* 61 : 164-168.
— L'aménagement des forêts de la Côte d'Ivoire. *Bull. agr. Congo belge* : 1395-1418.

1931. — Questions forestières en Afrique. *C. R. Congr. int. du Bois et de la Sylv., Paris* : 51-63.
— Les Entandrophragma de la Côte d'Ivoire. *Act. et C. R. Ass. Col. Sc.* 72 : 121-129 ; 73 : 145-155.

1932. — La forêt de la Côte d'Ivoire. *Bull. Com. Et. hist. et sc. A.O.F.* : 205-249.
— Les réserves de bois de la Côte d'Ivoire. *Ibid.* : 250-260.

1933. — Les copaliers de l'A.O.F. *Bull. Ag. gén. Col.* 292 : 981-986.
— L'arbre à lèpre des Guérés. *Act. et C. R. Ass. Col. Sc.* 97 : 151-153.
— Les acacias de l'A.O.F. *Ibid.* 98-99 : 167-181.
— Liste des essences forestières de la Côte d'Ivoire. *Ibid.* 100-101 : 205-208.
— Les Pachylobus (Burséracées) de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. bot. Fr.* 80 : 712-715.

1934. — Observations sur la forêt équatoriale de la Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. Biogéo.* 90 : 31-34.
— Sur la présence de deux espèces de Chlorophora (Iroko) en Afrique occidentale Française. *Rev. Bot. appl.* 14 : 245-250.
— Le Difou (Morus mesozygia Stapf). *Ibid.* 14 : 251-253.
— Trichoscypha (Anacardiacées) nouveaux de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 81 : 647-649.
— De quelques Sapotacées de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Ibid.* 81 : 792-800.

1935. — Uapaca (Euphorbiacées) nouveaux d'A.O.F. (avec J. Léandri). *Bull. Soc. bot. Fr.* 82 : 49-55.
— Avant-projet d'aménagement et d'enrichissement de la forêt de la Côte d'Ivoire. *Act. et C. R. Ass. Col. Sc.* 119 : 98-100.
— De la possibilité et de l'opportunité d'une politique d'enrichissement des forêts coloniales africaines. *Rev. int. Bois* 11 (14) : 113-117.
— Légumineuses nouvelles de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 83 : 602-603.

1936. — Au sujet des appellations commerciales de certains bois coloniaux. *Rev. int. Bois* : 508-510.
— *Flore forestière de la Côte d'Ivoire*, 3 vol., 881 p., 351 pl.
— Rubiacées nouvelles d'Afrique occidentale (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 83 : 35-41.
— Rutacées et Méliacées nouvelles de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Ibid.* : 488-491.
— Ébénacées et Sapotacées de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Ibid.* : 621-623.
— Rhizophoracées nouvelles de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Ibid.* : 704-706.
— Les anciennes plantations allemandes du Togo. *C. R. Congr. int. de Sylv., Budapest* : 622-632.
— Les forêts de la colonie du Niger. *Bull. Com. Et. hist. et sc. A.O.F.* : 1-95.

1937. — Les forêts du Dahomey et du Togo. *Bull. Com. Et. hist. et sc. A.O.F.* : 1-112.
— Remarques écologiques sur la distribution géographique de quelques espèces d'acacias en Afrique occidentale. *Rev. Bot. appl.* 17 : 796-804.
— La protection de la flore en A.O.F. *Mém. Soc. Biogéo.* 5 : 221-227.
— La protection des forêts coloniales contre les feux de brousse. *Conf. int. pour la protection contre les calamités naturelles, Paris* : 410-415.
— Dix années d'expériences sylvicoles en Côte d'Ivoire. *Rev. Eaux et Forêts* : 289-302 ; 385-400.
— Gymnostemon, genre nouveau de Côte d'Ivoire, voisin d'un endémique de Madagascar (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 84 : 181-184.
— Deux nouveautés de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Ibid.* : 390-393.
— Acacia nouveau du Haut Dahomey (avec F. Pellegrin). *Ibid.* : 464-465.
— Les espèces du genre Detarium (Leg. Cæsal.) en A.O.F. (avec J.-L. Trochain). *Ibid.* : 487-494.

1938. — *La forêt coloniale. Les forêts de l'A.O.F.*, 1 vol., 244 p., 60 fig.
— Sapindacées et Euphorbiacées nouvelles d'Afrique occidentale (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 85 : 290-293.

— La forêt équatoriale et les formations forestières tropicales africaines. *Scientia* : 157-164.

— Utilisation des carburants forestiers par les véhicules automobiles en A.O.F. *Imp. Gouv. gén. A.O.F., Gorée* : 1-20.

1939. — Les deux stations expérimentales du Palmier à huile. *Rev. Bot. appl.* 19 : 1-14.

— La diffusion des carburants forestiers et le déboisement en A.O.F. *Rev. gén. Transports* : 180.

— Les ressources immenses de l'Afrique occidentale française en carburants végétaux. *Act. et C. R. Ass. Col. Sc.* 171 : 117-124.

— Forêts reliques en A.O.F. *Rev. Bot. appl.* 19 : 479-484.

— L'utilisation totale des bois tropicaux de l'Ouest africain. *Rev. Eaux et Forêts* 6 : 485-495 ; 7 : 599-608.

1940. — Contribution à l'étude du charbon de bois de l'A.O.F. *Act. et C. R. Ass. Col. Sc.* 177 : 25-35 ; 178-179-180 : 37-47 ; 181-182 : 49-59 ; 183-184-185 : 61-65.

1943. — L'avenir d'une industrie des carburants végétaux de remplacement dans l'Ouest africain. *C. R. Ac. Sc. col.* : 279-298.

1944. — Le milieu écologique du Palmier à huile dans l'Ouest africain. *Bull. Mat. grasses* : 84-96.

— *Les combretum des savanes boisées de l'A.O.F.*, 1 vol., 40 p., 3 fig.

1945. — Cola (Sterculiacées) et Rinorea (Violacées) nouveaux d'Afrique occidentale (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 92 : 255-256.

— Les saisons sèches dans les régions forestières de l'A.O.F. Conséquences pour les programmes de protection des forêts et les plantations agricoles industrielles. *Rev. Bot. appl.* 25 : 95-101.

1946. — Les Lannea de l'Afrique Occidentale française. *Agro. Trop.* 1 (3-4) : 125-137.

1947. — L'Iroko (Monographie) (avec coll.), *Bois, For. Trop.* 1 : 37-47.

— Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. *Ibid.* 2 : 24-49.

— Ressources sylvo-agricoles et sylvo-pastorales des territoires africains à longue saison sèche, leur avenir. *Agro. Trop.* 2 (7-8) : 358-368.

— A propos « Les Pays tropicaux » de P. Gourou. Le parasolier. *Bois, For. Trop.* 4 : 20-30.

— Érosion et bovalisation en Afrique Noire Française. *Agro. Trop.* 2 (7-8) : 339-375.

— Les bois, richesse permanente de la Côte d'Ivoire et du Cameroun. *Ibid.* (9-10) : 463-489.

— Observations d'écologie générale. *Ibid.* (11-12) : 592-613.

— La mort des forêts de l'Afrique tropicale. *Unasylva* 1 (1) : 5-12.

1948. — Les copaliers et arbres à résine de l'Afrique équatoriale française. *Agro. Trop.* 3 (1-2) : 18-24.

— La Casamance. *Ibid.* : 25-52.

— *Richesses et misères dans les forêts de l'Afrique noire française*, 1 vol., 250 p., 55 fig.

— Quelques problèmes forestiers du Brésil. La forêt de pin de Parana. Les plantations d'Eucalyptus. *Bois, For. Trop.* 6 : 102-117.

— Les essais mécaniques des bois coloniaux africains. *Ibid.* : 133-144.

— Dacryodes (Pachylobus) et Santiria de l'Ouest africain. *Ibid.* 8 : 342-348.

— Ancienneté de la destruction de la couverture forestière primitive de l'Afrique tropicale. *Bull. Agr. Congo Belge* 40 (2) : 1347-1352.

— Étude sur les forêts de l'Afrique équatoriale française et du Cameroun. *Publications de la Direction de l'Agriculture, et de l'Élevage et des Forêts. Bull. Scient.* 2, 132 p.

1949. — *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*, 1 vol., 352 p.

— *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*, 1 vol., 99 p.

— Les Fagara de l'Ouest africain. *Bois, For. Trop.* 9 : 19-24.

— La F.A.O. et les problèmes forestiers tropicaux. *Ibid.* 11 : 249-250.

— Sylviculture des forêts tropicales humides hétérogènes. *C. R. Conf. sc. Nat. Un. sur la Conserv. et l'Util. des Ress. nat., Lake Sucess* : 140-142.

1950. — Contribution à la Flore d'Afrique Noire. Nouveautés africaines (avec F. Pellegrin). *Rev. Bot. appl.* 30 : 330-331.

— *Flore forestière soudano-guinéenne*, 1 vol., 523 p., 116 pl., 40 cartes.
— Nouveautés africaines (avec F. Pellegrin). *Not. Syst.* 14 : 56-62.
— Assistance technique en matière forestière dans les pays tropicaux peu développés. *Unasylva* : 158-161.

1951. — Le concept d'association dans la forêt dense équatoriale de la Basse Côte d'Ivoire. *Mém. Soc. bot. Fr.* : 145-158.
— La forêt et le service forestier en Côte d'Ivoire. *Marchés col.* : 1175-1179.
— Évolution de l'industrie forestière sur la côte occidentale de l'Afrique française depuis 1945. *Rev. int. Prod. col.* : 195-200.
— Hororoke, Capparidacée nouvelle de Madagascar. *Bull. Soc. bot. Fr.* 98 : 95-96.

1952. — La Nouvelle Industrie Forestière de la Côte Occidentale française d'Afrique. *Bois, For. Trop.* 21 : 4-14.
— Des progrès remarquables de l'Exploitation forestière sur la côte Ouest d'Afrique. *Ibid.* 23 : 171-174.

1953. — Nouveautés africaines (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 100 : 24-26.
— Une visite aux plantations de Limbo du Moyen Congo. *Bois, For. Trop.* 27 : 3-8.
— L'expérience de l'enrichissement par layons en côte d'Ivoire. *Ibid.* 29 : 3-9.
— Il n'y aura pas de guerre de l'Eucalyptus à Madagascar. *Ibid.* 30 : 3-7.
— Les expériences de reconstitution de la savane boisée en Côte d'Ivoire. *Ibid.* 32 : 4-10.

1954. — Forêts sauvages ou sylviculture. *Ibid.* 33 : 3-13.
— Une charte de la protection de la nature en Afrique tropicale. *Ibid.* 34 : 3-8.
— Premiers résultats des plantations d'okoumé au Gabon. *Ibid.* 35 : 5-9.
— Politique forestière outre-Mer. *Chron. Outre-mer* 10 : 31-37.

1955. — Le IVe Congrès forestier mondial de Dehra Dun. *Bois, For. Trop.* 39 : 3-8.
— Les débuts de l'industrie du papier-journal dans l'Inde. *Ibid.* 40 : 49-53.
— La typologie topographique forestière. *Ibid.* 41 : 3-7.
— La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. *C. R. Soc. Biogéo.* 278 : 42-49.

1956. — Le Venezuela forestier. *Bois, For. Trop.* 45 : 3-14.
— Un grand savant, un fervent ami de nos forêts tropicales, un grand colonial français n'est plus : Auguste Chevalier. *Ibid.* 48 : 3-6.
— Répartition géographique des Eucæsalpiniées et leur disjonction ouest-africaine. *C. R. Soc. Biogéo.* 289 : 70-72.
— Les Sapotacées africaines à fruits déhiscents. *Bull. Soc. bot. Fr.* : 8-11.
— Le développement de la production et de l'industrie forestière de 1934 à 1954. *Marchés col.* 969-975.
— Le Niangon de la Côte d'Ivoire et les autres bois semblables. *Féd. nat. Imp. Exp. Ind. Bois exot.* : 2-4.
— *Tropical Africa*, in *A world Geography of Forest Resources*, The Ronald Press Company : 353-384.

1957. — Bois et Forêts des Tropiques a 10 ans. *Bois, For. Trop.* 51 : 3-5.
— Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *Ibid.* : 23-27.
— Échos du Congo Belge. Climax yangambiens. La forêt claire du Katanga. *Ibid.* : 28-39.
— L'œuvre forestière coloniale d'André Bertin. *Ibid.* : 83-84.
— Nomenclature des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Agro. trop.* 12 (2) : 233-237.
— Au pays des eaux et des forêts. Impressions du Cambodge forestier. *Bois, For. Trop.* 52 : 49-56.
— Sapotacées nouvelles de la Côte d'Ivoire (avec F. Pellegrin). *Bull. Soc. bot. Fr.* 104 : 276-281.
— Didelotia Baill. et genres affines, Zingania A. Chev. et Toubaouate Aubr. et Pellegr., genre nouveau. *Ibid.* : 490-492.
— Tarrietia utilis et T. densiflora (avec D. Normand). *Ibid.* : 492-495.
— De quelques Cæsalpiniées africaines (avec F. Pellegrin). *Ibid.* : 495-499.
— A la recherche de la forêt en Côte d'Ivoire. *Bois, For. Trop.* 56 : 17-32 ; 57 : 12-28.

— Césalpiniacée nouvelle de la Côte d'Ivoire (avec F. PELLEGRIN). *Bull. Jard. Bot. État, Bruxelles* 27 : 577-578.
— Sylviculture dans les forêts tropicales hétérogènes. *FAO, Études for., Trop. silv.* : 46-56.

1958. — Nouveautés de Côte d'Ivoire (avec F. PELLEGRIN). *Bull. Soc. bot. Fr.* 105 : 34-35.
— Réhabilitation de deux genres de Sapotacées (avec F. PELLEGRIN). *Ibid.* : 35-37.
— Les forêts du Brésil. Étude phytogéographique et forestière. *Bois, For. Trop.* 59 : 3-18 ; 60 : 3-17.
— A morte das florestals da Africa tropical. *An. bras. Econ. flor.* : 57-72.
— Les exportations de bois du Brésil. *Marchés trop.* 1172-1174.

1959. — La vocation particulière de la chaire de Phanérogamie à l'étude de la Systématique et de la Biogéographie des flores tropicales. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 2e sér., 31 : 303-321.
— Étude comparée de la famille des Légumineuses dans la flore de la forêt équatoriale africaine et dans la flore amazonienne. *C. R. Soc. Biogéo.* 314 : 43-57.
— *Flore forestière de la Côte d'Ivoire* (1936). 2e éd. révisée ; 3 vol., 1048 p., 369 pl.
— Rectification au sujet de Sapotacées africaines (avec F. PELLEGRIN). *Bull. Soc. bot. Fr.* 106 : 23.
— Les fourrés alignés et les savanes à termitières buissonnantes des plaines de Winneba et d'Accra (Ghana). *Bois, For. Trop.* 67 : 21-24.
— Érosion sous forêt et érosion en pays déforesté dans la zone tropicale humide. *Ibid.* 68 : 3-14.
— As florestas do Brasil, estudo fitogeografico e florestal. *An. bras. Econ. flor.* : 201-232.
— Définitions physionomiques, structurales et écologiques des forêts claires en Afrique. Extension géographique. *C. R. Réunion CCTA/CSA, Ndola* : 81-87 ; 89-92.

1960. — Notes sur les Sapotacées de l'Afrique équatoriale. *Not. Syst.* 16 : 223-279.
— O potencial das florestas tropicais em madeiras de construçao na economica mundial. *An. bras. Econ. flor.* : 64-77.

1961. — Notes sur des Sapotacées africaines et sud-américaines. *Adansonia*, ser. 2, 1 (1) : 6-38.
— Notes sur les Poutériées sud-américaines. *Ibid.* : 150-191.
— *Étude écologique des principales formations végétales du Brésil*, 1 vol., 268 p.
— Le potentiel des forêts tropicales dans l'économie mondiale du bois d'œuvre. *Bois, For. Trop.* 76 : 3-13.
— De la nécessité de fixer une nomenclature synthétique des formations végétales tropicales avant d'entreprendre la cartographie de la végétation tropicale. *C. R. Coll. int. C.N.R.S., Toulouse*, 1960 : 37-47.
— *Flore du Gabon.* Fasc. 1, Sapotacées, 162 p., 26 pl.
— Aperçus sur la forêt de la Guyane française. *Bois, For. Trop.* 80 : 3-12.
— Complément à la Flore forestière de la Côte d'Ivoire. *Adansonia*, ser. 2, 1 (1) : 93.

1962. — Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Ibid.* 2 (1) : 16-84.
— Capurodendron, genre nouveau de Sapotacée de Madagascar. *Ibid.* : 92-98.
— Notes sur les Sapotacées de la Nouvelle-Calédonie. *Ibid.* (2) : 172-199.
— *Flore du Gabon.* Fasc. 3, Irvingiacées, Simaroubacées, Burséracées, 100 p., 17 pl.
— L'exploration botanique de l'Afrique occidentale française. *C. R. Réunion AETFAT, Lisbonne-Coimbra* (1960) : 51-54.

1963. — *Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam.* Fasc. 3, Sapotacées, 105 p., 16 pl.
— Notes sur les Sapotacées. *Adansonia*, ser. 2, 3 (1) : 19-42.
— Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Ibid.* (2) : 221-226.
— Notes sur des Sapotacées africaines. *Ibid.* : 227-231.
— Notes sur les Poutériées océaniennes. *Ibid.* (3) : 327-335.
— Sur deux genres indo-malais de PIERRE, Mixandra et Diploknema. *Ibid.* : 336-337.
— Propos biotropicaux sur une carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. *Ibid.* : 338-342.

1964. — *Flore du Cameroun.* Fasc. 2, Sapotacées, 143 p., 29 pl.
— État actuel de la connaissance de la flore phanérogamique tropicale africaine et malgache. *Adansonia*, ser. 2, 4 (1) : 4-7.
— Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées à propos de l'ouvrage de Rudolf Florin. *Ibid.* : 8-18.
— Problème de la mangrove d'hier et d'aujourd'hui. *Ibid.* : 19-23.
— Les changements de climats depuis l'ère paléozoïque. *Ibid.* : 24-28.
— Système de classification des Sapotacées. Validation du genre Albertisiella Pierre. *Ibid.* : 38-42.
— Végétation et Flore comparées dans l'Inde et l'Afrique tropicale. *Ibid.* (2) : 208-215.
— La théorie astronomique de E. Bernard sur le balancement de l'équateur calorifique et ses conséquences sur les déplacements de la forêt équatoriale africaine. *Ibid.* : 216-227.
— Notes sur des Sapotacées. *Ibid.* : 228-232.
— Notes sur des Sapotacées. *Ibid.* : 367-391.
— La forêt dense de la Lobaye. *Cah. Maboké* 2 : 5-9.

1965. *Les Sapotacées. Taxonomie et phytogéographie*, 1 vol., 157 p., 31 pl. (Mém. Adansonia).
— La position africaine de la famille des Sapotacées. *Webbia* 19 : 579-585.
— Les étranges savanes des llanos de l'Orénoque. *Adansonia*, ser. 2, 5 (1) : 3-13.
— Suite de l'histoire nomenclaturale du sapotillier. *Ibid.* : 15-19.
— Notes sur des Sapotacées australiennes. *Ibid.* : 21-26.
— Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Ibid.* (2) : 153-196.
— Les Sapotacées péruviennes de la collection Wurdack. *Ibid.* : 197-205.
— Studies in the Flora of Thailand. Sapotaceæ. *Dansk. Bot. Ark.* 23 : 191-194.
— François Pellegrin (25 sept. 1881-9 avril 1965). *Adansonia*, ser. 2, 5 (3) : 285-287.
— Conceptions modernes en bioclimatologie et classification des formations végétales. *Ibid.* : 297-306.
— Instabilité de l'équilibre biologique des forêts de l'Australie tropicale orientale et de la Nouvelle-Calédonie. *C. R. Ac. Sc.* 261 : 3463-3466.
— Standardisation de la nomenclature des formes biologiques des plantes et de la végétation en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, ser. 2, 5 (4) : 469-479.
— Les forêts tropicales denses australiennes et leurs Conifères. *Bois, For. Trop.* 104 : 3-16.
— Les reliques de la flore des Conifères tropicaux en Australie et en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, ser. 2, 5 (4) : 481-492.

1966. — Le Professeur Lucien Hauman (2 juillet 1880-16 septembre 1965). *Ibid.* 6 (1) : 25-27.
— Le Costa Rica. Quelques aspects du pays, de son climat, de sa végétation et de sa flore. *Ibid.* : 29-54.
— Les lisières forêt-savane des régions tropicales. *Ibid.* (2) : 175-187.
— Un nouveau système de classification des Sapotacées de Baehni. *Ibid.* : 189-198.
— Toujours à propos du « Karité » Africain. *Taxon* 15 (6) : 216.
— Notes sur les Sapotacées. *Adansonia*, ser. 2, 6 (3) : 319-329.

1967. — Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Ibid.* 7 (1) : 13-22.
— Une nouvelle Sapotacée gabonaise : Englerophytum somiferianum Aubr. *Ibid.* : 23-25.
— Sapotacées nouvelles de la côte colombienne du Pacifique. *Ibid.* (2) : 141-148.
— *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances.* Fasc. 1, Sapotacées, 168 p., 40 pl.
— Bois et Forêts des Tropiques a 20 ans. *Bois, For. Trop.* 111 : 2-3.
— Défense de la systématique botanique. *C. R. 91e Congr. Soc. sav., Rennes* 3 : 297-300.
— La forêt primaire des montagnes de Bélinga. *Bio. gabon.* 3 : 95-112.
— Le Professeur Henri Humbert, Membre de l'Institut, 1887-1967. *Adansonia*, ser. 2, 7 (4) : 423-441.
— Contribution à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. *Ibid.* : 465-478.

1968. — Les Césalpinioïdées dans la flore camerouno-gabonaise. Considérations taxinomiques, chorologiques, écologiques, historiques et évolutives. *Ibid.* 8 (2) : 147-175.

— Leonardoxa Aubréville, genre nouveau de Césalpinioïdées guinéo-congolaises. *Ibid.* : 177-179.
— *Flore du Gabon.* Fasc. 15, Légumineuses, Cæsalpinioïdées, 362 p., 88 pl.

1969. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. *Adansonia*, ser. 2, 9 (2) : 189-247.
— A propos de l' « Introduction raisonnée à la biogéographie de l'Afrique » de Léon Croizat. *Ibid.* (4) : 489-496.

1970. — Notice sur la vie et l'œuvre de René Souèges (1876-1967). *Institut, Acad. Sc.* 9 : 6 p.
— Adansonia entre dans sa 10e année. *Adansonia*, ser. 2, 10 (1) : 5-7.
— La flore tropicale tertiaire du Sahara. *Ibid.* : 9-14.
— A propos de la spéciation dans les forêts tropicales humides. Les genres mono- ou paucispécifiques. *Ibid.* (3) : 301-307.
— Vocabulaire de biogéographie appliqué aux régions tropicales. *Ibid.* (4) : 439-497.
— *Flore du Cameroun.* Fasc. 9, Légumineuses, Césalpinoïdées, 339 p., 78 pl.
— Importance de l'aréographie en phytogéographie. *C. R. Soc. Biogéo., Paris* 410 : 35-52.

1971. — Quelques réflexions sur les arbres auxquelles peuvent conduire les formules d'évapotranspiration réelle ou partielle en matière de sylviculture et de bioclimatologie tropicales. *Bois, For. Trop.* 136 : 32-34.
— La destruction des forêts et des sols en pays tropical. Le cas de Madagascar. *Adansonia*, ser. 2, 11 (1) : 5-39.
— Les Manilkarées de Madagascar. *Ibid.* (2) : 267-295.
— Contribution à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. *Ibid.* : 297-300.
— Essais de géophylétique des Sapotacées. II. *Ibid.* (3) : 425-436.
— La flore saharo-lybienne tropicale d'après Paul Louvet. *Ibid.* (4) : 583-592.
— Le Pacifique, centre d'origine, d'évolution et de distribution des Angiospermes d'après Albert C. Smith. *Ibid.* : 593-598.
— Paléogéographie du mésozoïque et histoire des premières Angiospermes d'après David I. Axelrod. *Ibid.* : 599-602.
— A propos de l' « introduction à la phytogéographie des pays tropicaux » de R. Schnell. *Ibid.* : 691-698.
— Montagnes du Sud de l'Inde d'après F. Blasco. *Ibid.* : 699-706.
— Sur l' « Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux » de F. Hallé et R. A. A. Oldeman. *Ibid.* : 707-711.

1972. — Hommage et adieu à René Capuron (avec R. Catinot). *Bois For. Trop.* 141 : 28-30.
— Adieu à Capuron. *Adansonia*, ser. 2, 12 (1) : 7-9.
— Étude phytogéographique de la famille des Sapotacées malgaches dans le cadre géographique africain. *Ibid.* : 55-59.
— Géophylétique des Buméliées et Sidéroxylées. *Ibid.* (2) : 181-185.
— Gambeyobotrys, genre nouveau de Sapotacées. *Ibid.* : 187-189.
— Un genre de Sapotacées rare en Afrique équatoriale, Tulestea Aubr. et Pellegr. *Ibid.* : 191-192.
— Les Sapotacées de l'île de la Réunion. *Ibid.* (3) : 337-344.
— SOS forêt française. *La presse scient. 4e trim.* : 3.

1973. — Rapport de la mission forestière anglo-française Nigeria-Niger (déc. 1936-fév. 1937) (avec Coll.). *Bois, For. Trop.* 148 : 3-16.
— Signes du déclin des Conifères tropicaux. *C. R. Acad. Sc.* : 717-720.
— Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace. *Adansonia*, ser. 2, 13 (1) : 5-35.
— Distribution des Conifères dans la Pangée permienne. *C. R. Acad. Sc.* 276 : 1973-1976.
— Distribution des Conifères dans la Pangée. Essais. *Adansonia*, ser. 2, 13 (2) : 125-133.
— Les Sapotacées de l'île Maurice. *Ibid.* : 135-143.
— Géophylétique florale des Sapotacées. *C. R. Acad. Sc.* 276 : 2641-2644.
— Géophylétique florale des Sapotacées. *Adansonia*, ser. 2, 13 (3) : 255-271.

1974. — Nouvelle théorie de l'origine polytopique des Angiospermes tropicales. *C. R. Acad. Sc.* : 245-247.
— Les origines des Angiospermes (1re partie). *Adansonia*, ser. 2, 14 (1) : 5-27.
— Origines polytopiques des Angiospermes tropicales (2e partie). Essais chorologiques. *Ibid.* (2) : 145-198.
— *Flore de Madagascar et des Comores.* Sapotacées, 128 p., 29 pl.

1975. — Essai sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales. *Adansonia*, ser. 2, 15 (1) : 31-56.
— Essais de géophylétique des Bombacacées. *Ibid.* : 57-64.
— La flore australo-papoue. Origine et distribution. *Ibid.* (2) : 159-170.
— A propos des travaux palynologiques de D. Lobreau-Callen sur l'ordre des Célastrales. *Ibid.* : 171-175.
— Madagascar au sein de la Pangée. *Ibid.* (3) : 295-305.

1976. — Essai d'interprétation nouvelle de la distribution des Diptérocarpacées. *Ibid.* 16 (2) : 205-210.
— Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales. *Ibid.* (3) : 297-354.
— Confirmations et conséquences de la théorie d'une origine polytopique des Angiospermes. *Ibid.* (4) : 395-400.

De 1950 à 1961 :

— 66 « Prospections en chambre ». Chroniques d'analyses bibliographiques. *Bois, For. Trop.*

Note de A. Le Thomas

Dans une de ses « Notes sur les Sapotacées » (Adansonia, ser. 2, 3 (1) : 19, *tab. 1*, 1963), A. Aubréville a publié un nouveau genre amazonien, *Piresodendron*, avec comme basionyme l'espèce *Pouteria ucuqui* Pires & Schultes. Ce genre apparaît dans l'Index Kewensis (suppl. 14, p. 104) avec la mention « *sine descr. lat.* ». A la suite de multiples recherches bibliographiques, il ne semble pas avoir été validé ni mis en synonymie à ce jour. Il paraît donc opportun de le valider à l'occasion de l'hommage qui est rendu ici à son auteur.

Piresodendron Aubr. ex Le Thomas

Generis Chloroluma *affinis, a quo differt foliis estipulatis, disco circumdans ovarium et seminis typo.*

Arbor elatissima, foliis alternis estipulatis. Inflorescentiæ cauliflоræ fasciculatæ. Flores pentameri. Calyx sepalis 5. Corolla 5-lobata, lobis brevibus ovatis, tubo lobros æquanti. Stamina filamentis brevibus, in tubo infra loborum suturam inserta, quam lobi breviora. Antheræ introrsæ. Staminodia brevia vel brevissima, vel interdum nulla. Ovarium biloculare, disco hirsuto circumdatum. Fructus amplus, pyriformis, unica semine maxima ellipsoidea, ad basim carenata, cicatrice ventrali, oblonga notata.

Espèce-type : *Piresodendron ucuqui* (Pires & Schultes) Aubr. ex Le Thomas, *comb. nov.*

Basionyme : *Pouteria ucuqui* Pires & Schultes, Botanical Museum Leaflets, Harvard Univ. 14 (4) : 87-96 (1950). Type : *Richard Evans, Schultes & Francisco Lopez 9553*, Herb. Gray (holo-, GH).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 141-150

Végétation de l'île Rurutu
et additions au catalogue de la flore des îles australes

N. Hallé

Résumé : Rurutu est plus dégradée que Tubuai ; elle comporte 375 espèces (Phanérogames et Ptéridophytes) dont 120 espèces sont cultivées. Les endémiques sont très peu nombreuses, le *Cyrtandra elizabethæ* H. St. John étant l'espèce la plus intéressante spécialement par sa beauté. Les différences entre les flores de Rurutu et de Tubuai sont examinées. 80 espèces sont ajoutées au catalogue de la flore des îles Australes.

Summary : Rurutu is more degraded than Tubuai ; there are 375 species (*Phanerogamæ* and *Pteridophytæ*) of which 120 cultivated species. Endemic species are rare, *Cyrtandra elizabethæ* H. St. John being the more interesting particularly for its beauty. Some differences between flora of Rurutu and Tubuai are examined. 80 species are added to flora of Austral Islands.

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

L'île Rurutu, située environ 100 km plus au Nord que l'île Tubuai, est théoriquement plus tropicale que cette dernière. Ce fait s'avère pourtant sans signification dans l'estimation des différences floristiques qui existent entre ces deux îles voisines dans l'archipel des Australes, et cependant distantes obliquement de 200 km.

Après examen des résultats fournis par les relevés d'espèces, nous tenterons de préciser les particularités de Rurutu au sein de l'archipel et d'en comparer les données floristiques à celles de Tubuai.

La flore actuelle des îles Australes dépasse 700 espèces de Phanérogames et Ptéridophytes. Des recherches au Muséum de Paris et les nouvelles prospections de 1981 ont permis d'ajouter 80 espèces (voir annexe p. 148) au catalogue déjà publié (N. Hallé, 1980). Une prospection encore plus poussée de la flore spontanée ou sub-spontanée des 6 îles en question changerait vraisemblablement peu ces évaluations. Ce sont plutôt les espèces ornementales, potagères et adventices d'introduction récente qui sont à considérer comme sous-estimées. Les conclusions floristiques ne sont évidemment pas altérées par de telles lacunes.

Les deux îles floristiquement les plus riches sont bien Tubuai avec 420 espèces et Rurutu avec 375 espèces. La troisième place paraît appartenir, au moins provisoirement, à Rapa avec près de 250 espèces. Si l'on ne compte que les seules Ptéridophytes, Rapa

Ce travail a été patronné par la Direction des Centres d'Expérimentations Nucléaires dans le cadre de la convention nº 81/04/027/00/470/78/14 passée avec le Service Mixte de Contrôle Biologique.

obtient la première place ; elle en compte 70 espèces, contre 60 à Tubuai et 50 à Rurutu. Rapa est l'île de beaucoup la plus particulière : par son altitude (670 m) l'escarpement de son relief et par sa position nettement tempérée.

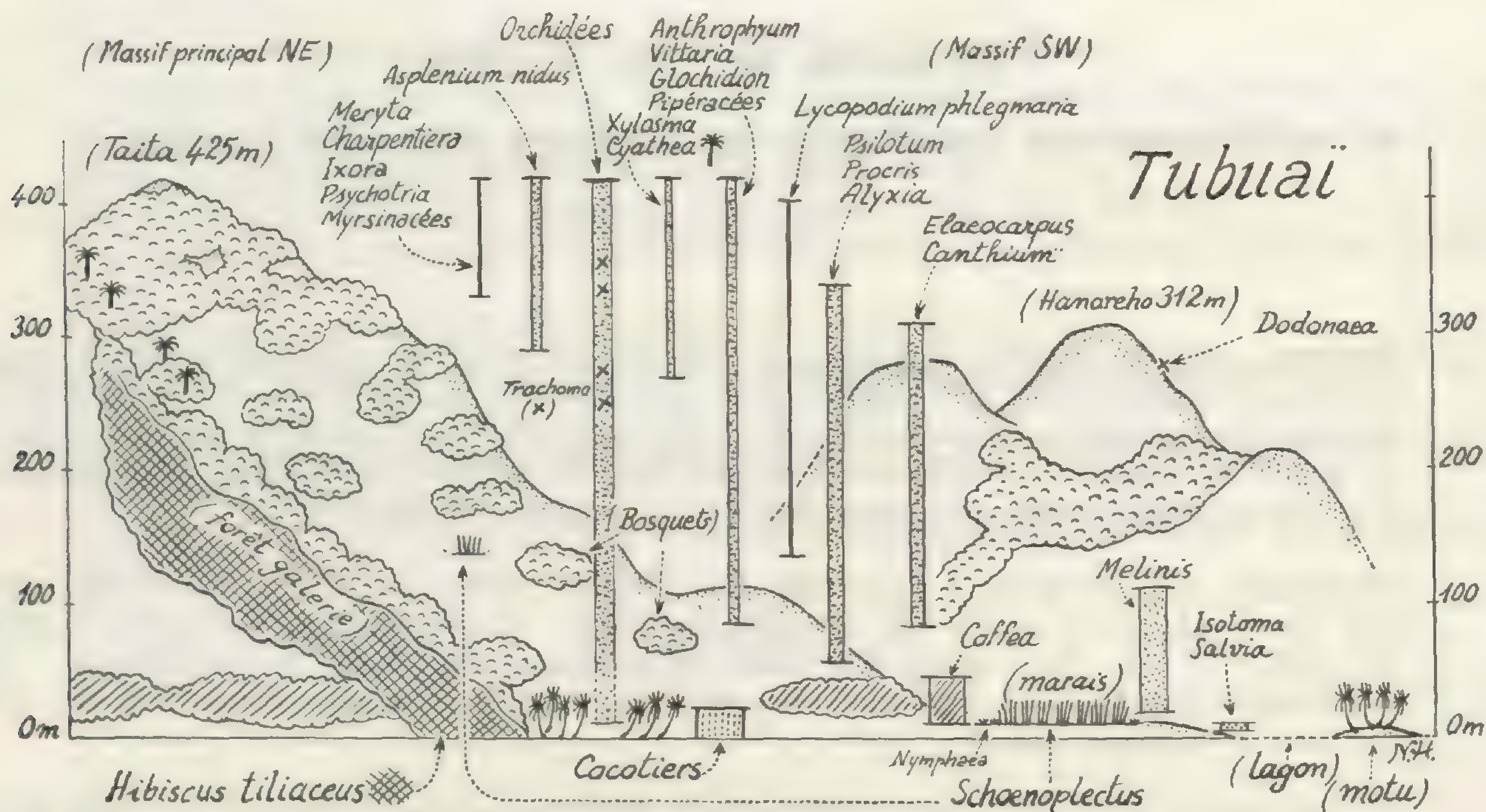


Fig. 1. — Ile Tubuai : schéma de distribution altitudinale de quelques-uns des éléments les plus caractéristiques de la végétation. Remarques : la largeur des bandes donne une approximation de la fréquence des genres ou familles entre les limites d'altitudes observées. Des espèces remarquables mais non caractéristiques en ce qui concerne l'altitude ont été négligées (*Pandanus, Aleurites, Casuarina, Guettarda*).

A Rurutu l'absence d'un chapelet d'îlots (ou Motu) et d'un récif barrière ne change pas l'inventaire botanique : les espèces caractéristiques de ces îlots se trouvent sur le littoral près du récif frangeant, de ses échancrures ou en bordure de plage :

Borag.	*Heliotropium anomalum* Hook. & Arn.
Convol.	*Ipomœa pes-capræ* (L.) R. Br.
Gooden.	*Scævola taccada* (Gaertn.) Roxb.
Legum.	*Canavalia sericea* A. Gray
Legum.	*Canavalia obtusifolia* (Lam.) DC.
Legum.	*Sophora tomentosa* L.
Legum.	*Vigna marina* (Burm.) Merr.
Lythr.	*Pemphis acidula* J. R. & G. Forst.
Nyctag.	*Bœrhavia diffusa* L.
Surian.	*Suriana maritima* L.

Notons que la Rubiacée *Timonius polygamus* (G. Forst.) Roxb. connue de Maria et de Rimatara paraît manquer à Rurutu ainsi qu'à Tubuai et Rapa.

Les caractéristiques les plus importantes de Tubuai sont l'altitude, avec 33 m de plus au point culminant, mais surtout un relief plus riche en sites-refuges. D'où les joyaux de Tubuai qui manquent à Rurutu ou qui, sous des formes endémiques vicariantes, ont pu en disparaître :

Amarant. *Charpentiera australis* Sohmer, aussi à Raivavae
Aral. *Meryta brachypoda* Harms, aussi à Raivavae
Myrs. *Myrsine andersonii* Fosb. & Sachet, aussi à Rapa
Myrs. *Myrsine brownii* Fosb. & Sachet, aussi à Raivavae
Rub. *Ixora brevipedunculata* Fosb.
Rub. *Psychotria tubuaiensis* Fosb.

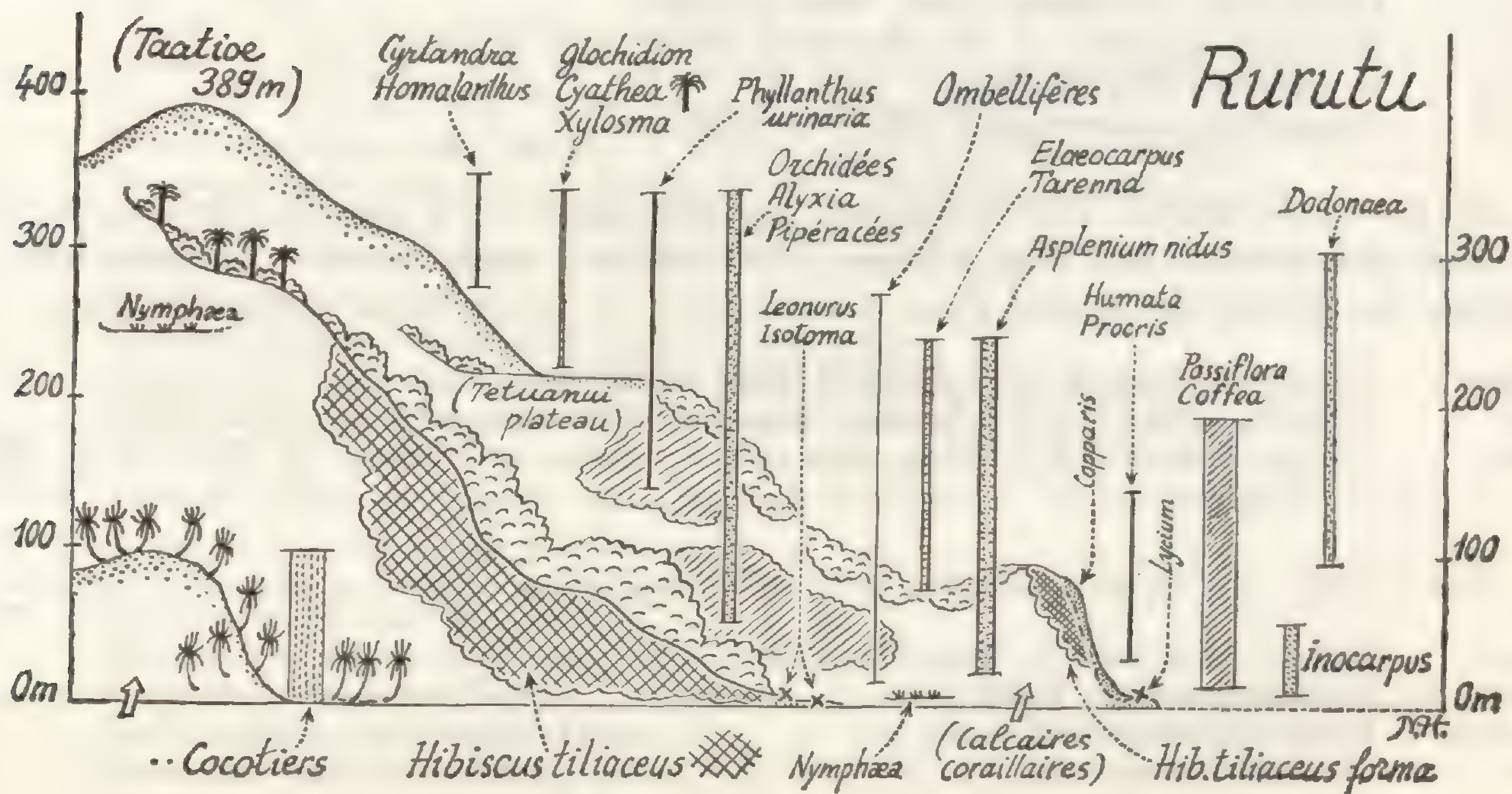


Fig. 2. — Ile Rurutu : schéma de distribution altitudinale de quelques-uns des éléments les plus caractéristiques de la végétation. Cocotiers et Caféiers forment des peuplements nettement plus élevés qu'à Tubuai. — Mêmes remarques que pour la figure 1.

Les cahos rocheux d'altitude orientés au Sud sur les Monts Taitaa et Pané favorisent encore à Tubuai la présence de nombreuses fougères plus ou moins délicates : par exemple 7 *Asplenium* à Tubuai (8 à Rapa) contre 3 seulement à Rurutu (2 à Raivavae). Ces cahos favorisent aussi le maintien d'épiphytes dont quelques Orchidées d'origine tahitienne absentes de Rurutu : *Liparis revoluta* Hook. & Arnott ; *Microtatorchis paife* (Drake) Garay.

En faveur de Tubuai sont encore les vastes étendues marécageuses où se rencontre l'extraordinaire Cypéracée, *Schœnoplectus subulatus* (Vahl) Lye, en peuplements denses ; il s'agit d'une forme particulière de l'espèce et la plus grande connue, soit près de 5 m de hauteur ; cette plante qui pourrait être décrite comme sous-espèce nouvelle a été récoltée là pour la première fois en 1979 ; elle avait été confondue antérieurement avec un *Typha* banal à Tahiti et ayant le même nom polynésien « Opaero », terme que l'on peut traduire par « roseau ». Une partie des marécages est encore l'habitat du *Cladium mariscus* (L.) Pohl., autre intéressante Cypéracée. D'autres espèces affectionnant les mêmes sites sont plus banales et pourtant elles ne sont pas connues de Rurutu :

Onagr. *Ludwigia peploides* (Kunth) Raven
Polygon. *Polygonum attenuatum* R. Br.
Foug. *Acrostichum aureum* L., aussi à Rimatara et Rapa.

Moins explicable est la présence ou même l'abondance à Tubuai des espèces suivantes non retrouvées à Rurutu :

Cyper. *Pycreus polystachyos* (Rottb.) Beauv.
Gram. *Melinis minutiflora* Beauv. (confondu localement à Rurutu avec un *Rhynchelytrum* qui à la même odeur)
Lab. *Salvia coccinea* L.
Orch. *Dendrobium involutum* Lindl., aussi à Rapa
Orch. *Trachoma societatis* (J. W. Moore) N. Hallé, aussi à Rapa
Pterid. *Lycopodium phlegmaria* L.
Pterid. *Lycopodium squarrosum* Forst., aussi à Rapa.

En faveur de Rurutu sont les espèces qui affectionnent les massifs calcaires surélevés littoraux remarquables par leurs falaises, leurs crevasses, anfractuosités (érosion chimique) et même des grottes profondes. Dans ces calcaires, on trouve tout particulièrement :

Cappar. *Capparis spinosa* L. var. *marina* (Jacq.) K. Schum.
Rub. *Hedyotis fœtida* (Forst.) Spreng., aussi aux îles Mariannes, Cook et Fidji
Solan. *Lycium sandwicense* A. Gray, rare espèce connue des Hawaii, de Rapa et de l'île de Pâques.

Par ailleurs des espèces banales sont spécialement abondantes dans ces stations :

Logan. *Fagræa berteriana* A. Gray ex Benth.
Morac. *Ficus tinctoria* G. Forst.
Pandan. *Pandanus tectorius* Soland.
Rub. *Guettarda speciosa* L.

D'autres espèces communes à Rurutu sont rares à Tubuai :

Rub. *Tarenna sambucina* (G. Forst.) Durand ex Drake
Sapind. *Dodonæa viscosa* L. var. *stokesiana* F. Brown.

Il y a relativement peu d'endémiques à Rurutu, la principale est le *Cyrtandra elizabethæ* H. St. John, joyau de l'île, hôte des bosquets supérieurs des plus hauts vallons qui sont parfois très étroits, souvent établi vers 275-350 m, en amont des derniers végétaux caractéristiques de ces stations : *Homalanthus*, *Glochidion*, *Cyathea*. Les autres endémiques me paraissent être des espèces critiques qu'il conviendrait de revoir dans un contexte océanien étendu :

Loranth. *Korthalsella margaretæ* F. Brown
Orch. *Malaxis margaretæ* (F. Brown) O. Williams
Piper. *Peperomia rurutana* Yuncker
Foug. *Athyrium subquadripinnatum* Copel.
Foug. *Dryopteris rurutuensis* Copel., déjà considéré comme synonyme de *Pneumapteris costata* (Brack.) Holtt.

La liste qui suit présente les espèces, parfois abondantes, connues de Rurutu, alors que curieusement elles paraissent manquer à Tubuai :

Comp. *Gnaphalium luteoalbum* L., aussi à Raivavae et Rapa
Cyp. *Cyperus umbellatus* Benth., aussi à Rapa
Cyp. *Kyllinga monocephala* Rottb., aussi à Rapa

Euph.	*Phyllanthus urinaria* L.
Gram.	*Rhynchelytrum repens* (Willd.) Hubb.
Lab.	*Leonurus sibiricus* L.
Legum.	*Sophora tetraptera* Millsp., aussi à Raivavae et Rapa
Legum.	*Rhynchosia minima* DC., aussi à Rapa
Scroph.	*Limnophila conferta* Benth., aussi à Rapa
Verb.	*Verbena bonariensis* L., aussi à Rapa
Verb.	*Vitex trifolia* L.
Umb.	*Apium ammi* (Jacq.) Urban, aussi à Rapa
Umb.	*Centella asiatica* (L.) Urb. (probablement introduite comme comestible)
Foug.	*Campium lonchophorum* (Kunze) Copel., aussi à Rapa
Foug.	*Diplazium polyanthos* (Soland.) C. Christ, aussi à Raivavae et Rapa
Foug.	*Dryopteris leucolepis* (Presl) Maxon, aussi à Raivavae et Rapa
Foug.	*Dryopteris parasitica* (L.) O. Kuntze, aussi à Rapa
Foug.	*Dryopteris sciaphila* Maxon, aussi à Raivavae et Rapa
Foug.	*Humata banksii* Alston
Foug.	*Hymenophyllum cuneatum* Kunze, aussi à Rapa
Foug.	*Polypodium euryphyllum* C. Christ, aussi à Raivavae et Rapa
Foug.	*Trichomanes endlicherianum* Presl, aussi à Raivavae et Rapa.

Nous citerons encore quelques cas d'espèces communes ou même très abondantes à Tubuai mais rares ou très rares à Rurutu :

Campan.	*Isotoma longiflora* Presl
Celast.	*Maytenus vitiensis* (A. Gray) Ding Hou
Myrt.	*Psidium cattleyanum* Sabine
Orch.	*Bulbophyllum longiflorum* Thou.
Rub.	*Canthium barbatum* (Forst.) Seem.
Rub.	*Pentas lanceolata* (Forsk.) Deflers
Foug.	*Antrophyum plantagineum* (Cav.) Kaulf.
Foug.	*Vittaria elongata* Swartz.

Tout ce qui précède tend à souligner les différences qui séparent Rurutu de Tubuai : elles sont nombreuses mais pas toujours explicables, si ce n'est pour une petite part, à partir des données morphologiques et édaphiques. Les exigences fines, tant climatiques que pédologiques, de chaque espèce ne sont pas suffisamment connues pour que l'on puisse alléguer d'autres causes que celles qui se rapportent à des conditions microécologiques ou microclimatiques.

Il ne reste pas de couverture végétale intacte d'une étendue suffisante pour faire des comparaisons plus fondées, et mieux apprécier les différences résultant de l'évolution naturelle de la flore primitive. L'action de l'homme, des feux et des animaux domestiques en réduisant le nombre des espèces en compétition tend plutôt à atténuer les différences. En beaucoup de zones la végétation est grandement banalisée :

I. Espèces herbacées des pentes et des crêtes pâturées :

Euph.	*Euphorbia hirta* L.
Gram.	*Chrysopogon aciculatus* (Retz.) Trin.
Gram.	*Miscanthus floridulus* (Labill.) Warb.
Gram.	*Sporobolus elongatus* R. Br.
Foug.	*Davallia solida* (Forst.) Swartz
Foug.	*Dicranopteris linearis* (Burm.f.) Underw.

Foug. *Nephrolepis hirsutula* (Forst.) Presl
Pterid. *Lycopodium cernuum* L.

II. Espèces ligneuses en plus ou moins nette extension :

Anac. *Mangifera indica* L.
Apoc. *Cerbera manghas* L.
Casuar. *Casuarina equisetifolia* Forst.
Lecyth. *Barringtonia asiatica* (L.) Kurz.
Laur. *Persea gratissima* Gaertn.
Legum. *Adenanthera pavonina* L.
Legum. *Albizia*, espèce introduite de reboisement
Legum. *Inga edulis* Martius
Legum. *Inocarpus edulis* Forst.
Malv. *Hibiscus rosasinensis* L.
Malv. *Hibiscus tiliaceus* L.
Malv. *Thespesia populnea* (L.) Soland. ex Correa
Meliac. *Melia azedarach* L.
Mor. *Artocarpus incisa* (Thunb.) L.f.
Myrt. *Psidium guajava* L.
Palm. *Cocos nucifera* L.
Prot. *Grevillea robusta* A. Cunn. ex R. Br., récemment planté
Rub. *Coffea arabica* L.

III. Espèces arborescentes probablement en lente régression ou menacées :

Elæoc. *Elæocarpus rarotongensis* Hemsl.
Euph. *Aleurites moluccana* (L.) Willd.
Euph. *Glochidion raivavense* F. Brown
Flac. *Xylosma suaveolens* Forst.
Myrt. *Metrosideros collina* (Forst.) A. Gray
Pandan. *Pandanus tectorius* Soland.
Sapind. *Dodonæa viscosa* L. var. *stokesiana* F. Brown
Foug. *Cyathea medullaris* (Forst.) Sw. (= *C. cumingii* Baker).

IV. Épiphytes encore communes (parfois localement) mais en voie de régression :

Orch. *Bulbophyllum longiflorum* Thou.
Orch. *Oberonia equitans* (G. Forst.) Mutel
Orch. *Tæniophyllum fasciola* (G. Forst.) Seem.
Foug. *Humata banksii* Alston
Foug. *Pyrrosia confluens* (R. Br.) Ching.

V. Herbes terrestres menacées de régression :

Orch. *Malaxis margaretæ* (F. Brown) L. O. Williams
Foug. *Blechnum vulcanicum* (Bl.) Kuhn.

VI. Espèces lianescentes menacées de régression :

Apoc. *Alyxia scandens* (J. R. & G. Forst.) Roem. & Schultes
Celastr. *Maytenus vitiensis* (A. Gray) Ding Hou, aussi à Raivavae et Tubuai.
Menisp. *Cocculus ferrandianus* Gaud.

VII. Principales espèces à protéger intégralement :

Foug. *Cyathea medullaris* (Forst.) Sw. (= *C. cumingii* Baker)
Cyrt. *Cyrtandra elizabethæ* H. St. John.

La fougère arborescente *Cyathea* est mieux respectée à Rurutu qu'à Tubuai ; il en existe des petits peuplements fragiles, parce que d'accès aisé, notamment à proximité de stations pâturées par des chevaux et des vaches.

Les chevaux semi-sauvages sont fréquents à mi-pentes dans les sites déboisés et jusqu'aux crêtes ou sommets non rocheux et abords du plateau de Tétuanui.

Les bovins sont fréquents à mi-pentes et jusqu'aux chemins côtiers souvent dans les brousses boisées.

Les chèvres sont spécialement répandues dans les massifs calcaires très rocheux, même dans les sites les plus escarpés, boisés ou non, mais surtout sublittoraux.

Le tourisme est une menace en ce qui concerne la Fougère arborescente (*Cyathea*) dont les troncs pourraient être coupés et ajourés puis vendus comme pieds de lampadaires comme cela se pratique malheureusement à Tubuai.

Le *Cyrtandra* paraît un peu menacé par les feux et par l'érosion, mais ne l'est probablement pas directement par les animaux ni par les touristes. Cette belle plante bien florifère et qui fructifie facilement, à fines et nombreuses graines dans des fruits charnus, mériterait d'être multipliée. Les axes végétatifs sont fragiles ; ils sont souvent brisés par des éboulis en certaines stations, mais paraissent se régénérer avec facilité : des boutures seraient à essayer.

HYPOTHÈSES ET CONCLUSIONS

Les espèces d'introduction spontanée très ancienne ou ayant acquis localement leurs qualités spécifiques (endémiques) sont très peu nombreuses. On peut supposer que la régression d'une couverture forestière ancienne ayant suivi l'implantation humaine a pu faire disparaître un certain nombre d'espèces arborescentes dans des familles diverses et notamment des Amaranthacées, Araliacées, Myrsinacées ou Rubiacées. Plus que Tubuai, car moins haute et plus accessible dans ses principales crêtes érodées, Rurutu, plus petite aussi, paraît avoir subi une forte dégradation de sa flore primitive.

Pourtant l'appauvrissement actuel n'explique pas toutes les différences floristiques. Il semble que l'absence d'un vaste lagon annulaire soit une condition défavorable pour la couverture végétale déjà affaiblie par l'effet des feux et par les animaux. Le grand lagon de Tubuai pourrait ainsi jouer un rôle régulateur quant à certaines conditions climatiques : les crêtes déboisées de Rurutu sont particulièrement exposées aux plus forts vents de haute mer, surtout ceux d'Est et Sud-Est ; de là résulterait notamment l'échec des plantations de *Pinus caribæa*, alors que des forêts artificielles de cette essence sont d'une si belle venue à Tubuai. Chez des espèces spontanées d'autres différences curieuses se constatent plutôt qu'elles ne s'expliquent. Ainsi le cas des Ombellifères de Rurutu absentes de Tubuai : on ne peut alléguer pour l'instant que de douteux arguments microclimatiques.

Les massifs littoraux de calcaires coralliaires surélevés, très érodés et d'accès difficile sont encore insuffisamment prospectés. Bien qu'ayant fourni peu d'espèces particulières, c'est un biotope original qui manque à Tubuai. Il est spécialement digne d'intérêt et mériterait de nouvelles prospections.

ANNEXE 1

Corrections et compléments au catalogue de la Flore des îles Australes (N. Hallé, 1980 : 115).

399a. *Macropiper latifolium* (L.f.) Miq.f. fa. *latifolium*, Raivavae : *R.F.11758* ; *Hambuechen 54, 55, 56* ; *SJ. & RF. 15829* ; *Stokes 76, 81.* — Rurutu : *RF. 12021* ; *SJ. 16676, 16715* ; *Stokes 83, p.p.* ; *NH. 7214, 7270.* — Tubuai : *SJ. 16351* ; *Sohmer 6740* ; *NH. 6705.*
399b. *Macropiper latifolium* (L.f.) Miq.f. fa. *indutum* A. C. Smith, Rurutu : *Stokes 83 p.p., 114.*
400. *Macropiper puberulum* Benth.f. fa. *glabrum* (C. DC.) A. C. Smith, Rapa : *Collenette 779* ; *RF. 11438, 11512* ; *Quayle s.n.*, 1921 ; *SJ. & RF. 15301* ; *SJ. & Maireau 15582* ; *Stokes 18, 83, p.p., 122, 322.*
546. *Cyathea affinis* (Forst.) Sw., Rapa : *RF. 11511* ; *SJ. & Maireau 15355* (type de *C. rapaensis* Copel.).
547. *Cyathea medullaris* (Forst.) Sw. vel *Sphæropteris medullaris* (Forst.) Bernh. (= *Cyathea cumingii* Baker = *C. rapensis* Copel. = *C. societarum* Bak.), Rapa, Tubuai et Rurutu : *NH. 7215*, det. FB.
548. *Cyathea stokesii* E. Brown, Rapa : *Stokes 361* (type).
558. *Coryphopteris diversisora* (Copel.) Holtt., Rapa : *SJ. & RF. 15660, 15723.*
562. *Amauropelta margaretæ* (E. Brown) Holtt., Rapa : *RF. 11429, 11544, 11549, 15710* ; *Stokes 356, 375.*
564. *Pneumatopteris costata* (Brackenr.) Holtt., Rurutu : *SJ. & RF. 16590.*
567. *Pneumatopteris stokesii* (E. Brown) Holtt., Rapa : *RF. 11473, 11548* ; *SJ. 15250* ; *Stokes 39, 268* ; *Quayle 323.*
568. *Amphineuron opulentum* (Kaulf) Holtt., Rurutu : *RF. 11937* ; *SJ. 16636.* — Rimatara : *RF. 12053.*
575. *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Smith, Rurutu : *NH. 7307*, det. FB.
582. *Hypolepis tenuifolia* (Forst.) Bernh., Rurutu : *NH. 7305*, det. FB.
611. *Sphærostephanos invisus* (Forst.) Holtt., Tubuai : *NH. 6777.* — Rurutu : *NH. 7071, 7133, 7303, 7339.*

ANNEXE 2

Espèces à ajouter au catalogue de la Flore des îles Australes (N. Hallé, 1980).

628. Acanth. *Pseuderanthemum carruthersii* (Seem.) Guillaum. var. *atropurpureum* (Bull.) Forsk., Rurutu (cult.) : *RF. 11896, 11987.*
629. Aizoac. *Sesuvium portulacastrum* L., Rurutu : note RF.
630. Amaryll. *Pancratium sp.*, Raivavae : *SJ. 16100.*
631. Apocyn. *Ervatamia divaricata* (L.) Burkill, Rurutu : *RF. 11903.*
632. Apocyn. *Ochrosia oppositifolia* (Lam.) K. Schum., Rurutu : *SJ. 16632.*
633. Apocyn. *Plumeria rubra* L. (cult.) « Tipanie ».
634. Apocyn. *Plumeria acutifolia* Poir. (cult.) : note RF.
635. Apocyn. *Nerium indicum* Mill. (cult.) : note RF.
636. Arac. *Dieffenbachia seguine* (L.) Schott, Rurutu (cult.).
637. Araucar. *Araucaria cookii* R. Br., Rimatara : *SJ. & Zimmerman 16934.*
638. Araucar. *Araucaria excelsa* R. Br. (cult.) : note RF.
639. Asclep. *Asclepias curassavica* L., Rurutu : *SJ. 16627.*
640. Asclep. *Stephanotis sp.*, Rurutu (cult.) : note RF.
641. Bignon. *Bignonia stans* L., Rurutu : *NH. 7195.*
642. Bombac. *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., Rurutu (cult.) : note RF.
643. Borag. *Borago officinalis* L., Rapa : *SJ. 15760.*
644. Bromel. *Ananas comosa* Merr., Rurutu : *SJ. 16691* ; aussi à Tubuai « Painapo ».

645. Cactac. *Napolea coccinellifera* Salm-Dyck, Rurutu (cult.) : note RF.
646. Cæsalp. *Cassia glandulifera* Reinw.
647. Cæsalp. *Poinciana pulcherrima* L., Rurutu : *RF. 11882.*
648. Cæsalp. *Ceratonia siliqua* L.
649. Capparid. *Cleome sp.* (fl. roses), Rurutu : note NH.
650. Caryoph. *Cerastium cæspitosum* Gilib., Rapa : *RF. 11387.*
651. Commel. *Rhoeo spathacea* (Sw.) Stearn, Rurutu : *NH. 7178.*
652. Convolv. *Quamoclit pennata* (Desr.) Bojer, Rurutu (cult.) : note RF.
653. Crassul. *Bryophyllum pinnatum* Kurz., Rurutu : note SJ.
654. Cunon. *Weinmannia rapensis* F. Brown, Rapa : *Stokes 306* (type).
655. Cyper. *Cyperus auriculatus* Nees, Rurutu : *SJ. 16682.*
656. Cyper. *Cyperus compressus* L., Rurutu : *NH. 7292.*
657. Cyper. *Torulinum odoratum* (L.) S. Hooper, Rurutu : *NH. 7297 bis.*
658. Epacrid. *Styphelia rapæ* Sleumer, Rapa : *Don Anderson*, 1.7.1934.
659. Euph. *Euphorbia atoto* Forst., Rurutu : *SJ. 16562, 16701, 16722* ; *NH. 7144.*
660. Euph. *Euphorbia prostrata* Ait. (nec *E. thymifolia* L.), Tubuai : *SJ. 16305.* — Rurutu : *NH. 7023* ; *Krauss 1505* (note SJ.).
661. Euph. *Homalanthus nutans* (Forst.) Pax, Rurutu : *NH. 7208, 7210* ; *SJ. 16658.*
662. Euph. *Jatropha hastata* Jacq., Rurutu (cult.) : photo NH.
663. Euph. *Phyllanthus urinaria* L., Rurutu : *NH. 7203 bis, 7282.*
664. Gram. *Dactyloctenium ægyptium* (L.) Willd., Rurutu : *NH. 7048.*
665. Gram. *Rhynchelytrum repens* (Willd.) Hubb., Rurutu : *NH. 7101, 7291.*
666. Lab. *Coleus scutellarioides* (L.) Benth., Rurutu : *NH. 7140.*
667. Liliac. *Funkia sp.*, Tubuai : note NH. ; Rurutu : note RF.
668. Lythr. *Pemphis acidula* J. R. & G. Forst., Rurutu : *SJ. 16742.*
669. Malv. *Hibiscus mutabilis* L., Rurutu (cult.) : note RF.
670. Malv. *Malvaviscus arboreus* Cav., Tubuai : *NH. 6922 bis.*
671. Mimos. *Leucæna insularum* (Guillemin) Däniker, Rurutu : *SJ. 16764* ; *NH. 7343.*
672. Morac. *Cecropia sp.*, Rapa (cult.) : *SJ. & Maireau 15505.*
673. Morac. *Morus alba* L., Raivavae (cult.) : *SJ. 15887.*
674. Nyctag. *Pisonia grandis* R. Br., Rurutu : *SJ. 16628* ; *NH. 7160, 7342.*
675. Oleac. *Jasminum sambac* Aiton, Rurutu : *SJ. 16730* ; *NH. 7261.*
676. Oleac. *Olea europæa* L., Raivavae : *SJ. & RF. 15888.*
677a. Pandan. *Pandanus fumarius* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. 15783* ; *RF. 11504.*
677b. Pandan. *Pandanus hemisus* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. 15787.*
677c. Pandan. *Pandanus variegatus* Miq., *nom. nud.*, Tubuai : *SJ. 16374.*
677d. Pandan. *Pandanus zimmermanii* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. & Maireau 15491.*
678. Papil. *Clitoria ternatea* L., Rurutu : *RF. 11956.*
679. Papil. *Desmodium gangeticum* DC., Rurutu : *NH. 7035, 7096.*
680. Papil. *Vigna marina* (Burm.) Merr., Tubuai : *NH. 6895, 6919.* — Rurutu : *RF. 11947* ; *NH. 7038, 7145.*
681. Passifl. *Passiflora fœtida* L., Rurutu : *NH. 7037.*
682. Passifl. *Passiflora quadrangularis* L., Rurutu : *SJ. 16648.*
683a. Pittosp. *Pittosporum crassifolium* Cunn., Rapa : *Stokes 369.*
683b. Pittosp. *Pittosporum luteum* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. 15602.*
683c. Pittosp. *Pittosporum maireaui* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. & Maireau 15601.*
683d. Pittosp. *Pittosporum perahuense* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. & RF. 15657* ; *RF. 11469.*
683e. Pittosp. *Pittosporum purpureum* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. & RF. 15272* ; *RF. 11632.*
683f. Pittosp. *Pittosporum raivavense* St. John, *nom. nud.*, Raivavae : *RF. 11706, 11736* ; *SJ. 16043* ; *SJ. & Zimmerman 16198.*
684a. Pittosp. *Pittosporum rapense* F. Brown, Rapa : *Quayle s.n.*, 1921 (type).
684b. Pittosp. *Pittosporum takauele* St. John, *nom. nud.*, Rapa : *SJ. & Maireau 15486, 15565.*
685. Plantag. *Plantago rupicola* Pilger, Rapa : *SJ. 15572* (type), *15656, 15519.*
686. Polygon. *Antigonon leptopus* Hook. & Arn., Rurutu : note RF.
687. Polygon. *Rumex patientia* L., Tubuai (cult.) : note RF.
688. Proteac. *Grevillea robusta* A. Cunn. ex R. Br., Rurutu (planté) : *NH. 7246.*
689. Rubiac. *Ixora hookeri* (Oudem.) Bremek., Rurutu (cult.) : *NH. 7107.*
690. Rut. *Citrus aurantium* L., Rurutu : *SJ. 16697* « Avani ».
691. Rut. *Murraya paniculata* (L.) Jack., Rurutu (cult.) : note RF.
692. Salic. *Salix babylonica* L., Rurutu : *NH. 7244.* L'espèce a aussi été notée par RF. ; très proche du *S. chilensis* Molina de Tubuai, elle n'a pas, à Rurutu, le port étroitement fastigié. Les récoltes sont stériles.

693. Sapot. *Nesoluma fosbergii* Lam & Meeuse, Raivavae : *SJ. & RF. 15935* (type).
694. Sapot. *Nesoluma gracile* Lam & Meeuse, Rapa : *RF. 11596* (type).
695. Scroph. *Angelonia biflora* Benth., Tubuai : *SJ. & RF. 16293.*
696. Scroph. *Limnophila conferta* Benth., Rapa : *SJ. 15716.* — Rurutu : *NH. 7298.*
697. Solan. *Physalis minima* L., Rurutu : *NH. 7033.*
698. Umbell. *Apium ammi* (Jacq.) Urban var. *genuinnum* Wolff., Rapa : *Stokes 187.* — Rurutu : *RF. 11876* ; *NH. 7200.*
699. Umbell. *Apium australe* P. Thon., Rurutu : *SJ. 16716.*
700. Umbell. *Centella asiatica* (L.) Urb., Rurutu : *SJ. 16617* ; *NH. 7078, 7129, 7136.*
701. Urtic. *Pipturus sp.*, Rurutu : *SJ. 16657, 16781, 16782.*
702. Urtic. *Laportea interrupta* (L.) Chew, Tubuai : " Iriaeo ", *Aitken 14.*
703. Urtic. *Helxine soleirolii* Req., Rurutu : note NH.
704. Viol. *Viola odorata* L., Rurutu (cult.) : note RF.
705. Foug. *Macrothelypteris polyodioides* (Hook.) Holtt., Rurutu : *NH. 7183*, det. FB.
706. Foug. *Odontoloma sp.*, Rurutu : note SJ., det. à revoir.
707. Foug. *Thelypteris rurutuensis* (Copel.) Reed. [vel *T. opulenta* (Kaulf.) Fosb.], Rurutu : *SJ. 16636.*
708. Foug. *Trichomanes dentatum* v. d. Bosch, Rurutu : *NH. 7191*, det. FB.
709. Foug. *Trichomanes humile* Forst., Rurutu : *NH. 7091, 7253*, det. FB.
710. Foug. *Lomariopsis brackenridgei* Carr., Rurutu : *SJ. 16771.*

Nota. — La mise au point du catalogue de la Flore des îles Australes est une œuvre de longue haleine qui, compte tenu de la dispersion des récoltes comme des mentions bibliographiques, aura besoin de plusieurs compléments. Pour Rurutu, le Pr. Harold St. John, d'Honolulu, a eu l'extrême amabilité de nous confier une copie de son cahier de récoltes qui nous a été très utile ; nous tenons à l'en remercier. Pour la détermination de certaines Fougères, nous avons profité de l'aide précieuse de F. Badré (FB.).

BIBLIOGRAPHIE

Hallé, N., 1980. — Les Orchidées de Tubuai (archipel des Australes, Sud Polynésie). Suivies d'un catalogue des Plantes à fleurs et Fougères des îles Australes. *Cahiers de l'Indo-Pacifique* 2 (3) : 69-130, 12 pl. (avec bibliographie de 33 titres).

Holttum, R. E., 1977. — The family Thelypteridaceæ in the Pacific and Australia. *Allertonia* 1 (3) : 169-234.

Holttum, R. E., 1966. — The genera Lomariopsis, Teratophyllum and Loxogramma in the Islands of the Pacific and Australia. *Blumea* 14 (1) : 215-223.

Pilger, R., 1936. — Drei neue Arten von Plantago. *Fedde Repert. Spec. Nov.* 40 : 238.

Reed, 1968. — *Phytologia* 17 : 310.

Sleumer, H., 1963. — *Blumea* 12 : 154.

Smith, A. C., 1975. — The Genus Macropiper (Piperaceæ). *J. Linn. Soc., Bot.* 71 : 1-38, 11 tab.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 151-177.

Comparative wood and leaf anatomy of the *Cecropiaceæ* (Urticales)

K. Bonsen & B. J. H. ter Welle

Summary : The wood and leaf anatomy of the 6 genera of the *Cecropiaceæ* are described in detail. The anatomical data are compared with those of the allied *Moraceæ* and *Urticaceæ*. The relationship between habit, habitat, and anatomical characters is discussed, as well as the relationships within the family. Based on anatomical data the genus *Poikilospermum* should be included in the family *Urticaceæ*.

Résumé : Une analyse anatomique détaillée du bois secondaire et de la feuille des 6 genres constituant la famille des *Cecropiaceæ* est présentée. Les résultats ont été comparés à ceux obtenus pour des familles proches : *Moraceæ* et *Urticaceæ*. Les rapports entre les biotopes, les formes biologiques des plantes et les caractères anatomiques ont été considérés, ainsi que les affinités au sein de la famille. Les résultats anatomiques indiquent que le genre *Poikilospermum* doit être placé dans la famille des *Urticaceæ*.

Karel Bonsen & Ben J. H. ter Welle, Department for Systematic Botany, Heidelberglaan 2, 3584 CS Utrecht, The Netherlands.

INTRODUCTION

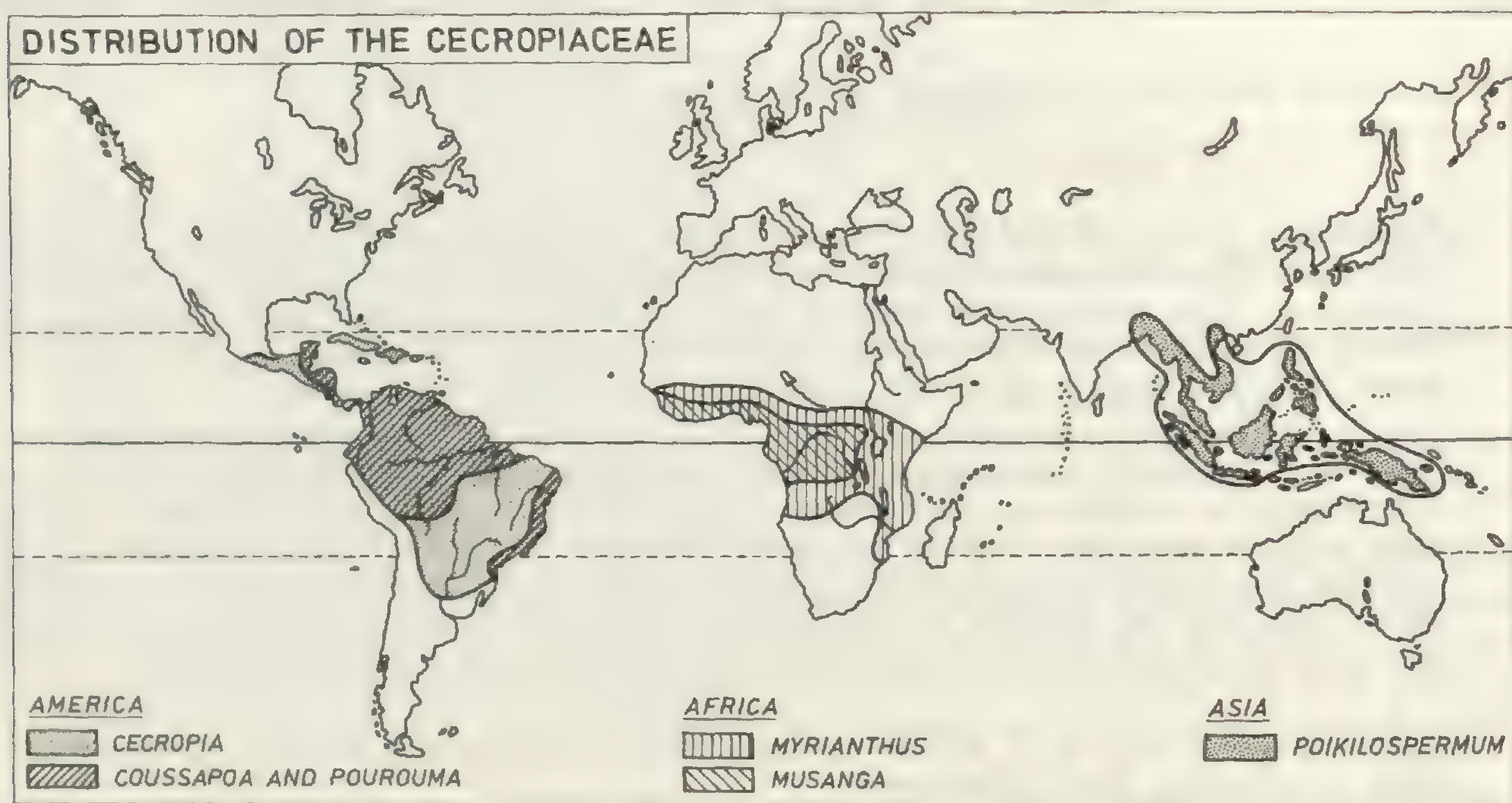
Recent taxonomic studies of the *Moraceæ*, especially those from tropical America and Africa, have been carried out by C. C. Berg, Institute for Systematic Botany (Utrecht), while anatomical studies of this family were conducted by S. M. C. Topper (wood) and A. Kloos (leaf) also at Utrecht. In 1978, Berg separated the *Cecropiaceæ* from the *Moraceæ*. A detailed anatomical study of this new family to complete the leaf and wood anatomical survey, therefore seemed desirable.

The *Cecropiaceæ* constitute a pantropical family of about 200 species in 6 genera. Among the genera we find hemi-epiphytic scramblers, shrubs or trees with aerial roots, sometimes lianas, and small to tall trees, often with stilt-roots. Most species of *Coussapoa* and *Poikilospermum* are hemi-epiphytes, while the species of *Cecropia* and *Musanga* are commonly pioneer plants, and most species of *Pourouma* and *Myrianthus* are small or medium-sized trees of the lower stories of more or less open and disturbed forests.

In Engler's system of the *Moraceæ* (1889) the neotropical genera *Cecropia*, *Coussapoa*, and *Pourouma*, together with the African genera *Musanga* and *Myrianthus*, and the Asiatic genus *Poikilospermum* (= *Conocephalus*), constituted the subfamily *Conocephaloideæ*. Chew Wee-Lek (1963) suggested to transfer the small-seeded genera *Cecropia*, *Coussapoa*, *Musanga*, and *Poikilospermum* to the *Urticaceæ*, but retained the big-seeded genera *Myrianthus* and *Pourouma* in the *Moraceæ*. Corner (1962) transferred the whole subfamily

Conocephaloideæ to the *Urticaceæ* mainly on the basis of similarities in the characters of the ovary : a single stigma and a basally attached orthotropous ovule.

The genus *Poikilospermum* has been monographed by Chew Wee-Lek (1963), the genera *Musanga* and *Myrianthus* by De Ruiter (1976).



Anatomical studies of the subfamily *Conocephaloideæ* (= *Cecropiaceæ*) were made by Renner (1907), and of *Cecropia* by Richter (1898). Renner noticed the isolated position of the genus *Conocephalus* (= *Poikilospermum*) based on the structure of the stomata and glands, and the presence of cystoliths. He pointed out the remarkable anatomical similarity between the American and African genera and showed that these genera fall into two groups on the basis of their adaxial glands ; viz. *Musanga*, *Myrianthus* and *Pourouma* on the one hand and *Cecropia* and *Coussapoa* on the other. More anatomical data have been given by Solereder (1899, 1908), and Metcalfe & Chalk (1950).

Finally, Berg (1978) created the *Cecropiaceæ* also using anatomical data as far as known to him from literature.

MATERIALS AND METHODS

The majority of the wood samples for this study was taken from the Utrecht wood collection, while the leaves were taken from vouchers deposited in the herbarium in Utrecht. Herbarium vouchers of all specimens, identified by C. C. Berg and E. G. B. Kieft (*Pourouma*) are located in Utrecht. Information on collector's numbers and wood collection accession numbers (abbreviations according to Stern, 1978), locality and diameter of the samples, is given in the tables 1 and 2. This study is based on 84 wood specimens representing 6 genera and 45 species, apart from 45 leaf specimens representing 6 genera and 34 species. Sections and macerations were prepared according to standard techniques, and embedded in Canada balsam and in glycerin respectively. The wood anatomical terminology used is that proposed by the Committee on Nomenclature of the I.A.W.A. (1964).

TABLE 1 : Leaf specimens of the *Cecropiaceæ* studied.

SPECIES	LEAF COLLECTION	HERBARIUM	COLLECTOR	COLLECTION LOCALITY
Cecropia latiloba Miq.	B-404	332521 B	*Prance & Berg P 17586*	Brasil, Amazonas
C. obtusa Trec.	B-405	378826 B	*Prévost 732*	Fr. Guiana
C. sciadophylla Mart.	B-406	258202 B	*Roberts L.B.B. 12791*	Surinam
C. surinamensis Miq.	B-407	253593 B	*L.B.B. 12739*	Surinam
C. sp.	B-459		Hortus Baarn 2/7, cult.	Netherlands (Cult.)
Coussapoa angustifolia Aubl.	B-420	211911 B	*van Donselaar 2569*	Surinam
C. asperifolia Trec.	B-436	362253 B	*Oldeman B 2538*	Fr. Guiana
C. latifolia Aubl.	B-416	81393 B	*Mennega 271*	Surinam
»	B-417	332696 B	*Prance & al. 58783*	Brasil, Para
»	B-437	332533 B	*Lieras & Monteiro P 19661*	Brasil
»	B-438	384674 B	*Heyde & Lindeman 78*	Surinam
C. microcarpa (Schott) Rizzini	B-421	270318 B	*Lindeman & al. 5682*	Brasil, Parana
C. microcephala Trec.	B-439	390327 B	*Maas 2478*	Guyana
C. nitida Miq.	B-422	332608 B	*Berg & al. P 17592*	Brasil, Amazonas
»	B-440	393714 B	*Huashikat 1585*	Peru
C. orthoneura Standl.	B-418	362170 B	*Revilla 1847*	Peru
»	B-419	277078 B	*Prance & al. 14029*	Brasil, Amazonas
»	B-441	393716 B	*Liesner 8750*	Venezuela
C. ovalifolia Trec.	B-442	393720 B	*Diaz & Osores 618*	Peru
C. panamensis Pitt.	B-443	370065 B	*Neill L984*	Nicaragua
C. parvicops Standl.	B-444	370061 B	*Hammel 2176*	Panama
C. trinervia Mildbr.	B-445	393718 B	*Rosa & Vilar 2874*	Brasil
C. villosa P. & E.	B-446	393717 B	*Pires & Santos s.n.*	Brasil
Musanga cecropioides R. Br.	B-408	257909 B	*Versteegh & al. 52*	Ivory coast
»	B-450	159447 B	*Mann s.n.*	W. trop. Africa
Myrianthus arboreus Pal. Beauv.	B-411	41498 B	*Deistel 428*	Cameroon
M. libericus Rendle	B-409	257646 B	*Versteegh & al. 24*	Ivory Coast
M. serratus (Trec.) B. & H.	B-410	202186 B	*Mann 2273*	W. trop. Africa
Poikilospermum abnorme Chew	B-415	11223 B	*Eyma 3536*	Indonesia, Celebes
P. amboinense Zipp. ex Miq.	B-412	34062 A	*Docters van Leeuwen*	Indonesia, NW. Guinea
»	B-413	34111 A	*Docters van Leeuwen*	Indonesia, NW. Guinea
P. inæquale Chew	B-403		*Jacobs 9575*	Papua, NW. Guinea
P. subtrinervium (Miq.) Chew	B-414	33780 A	*Mandi 25*	Indonesia, Borneo
Pourouma acuminata Mart. ex Miq.	B-580		*Jobert 682*	Brasil, Potomayo
P. albistipulata	B-396		*Steyermark & al. 103026*	Venezuela
P. cecropiifolia Mart.	B-579		*Krukoff 5327*	Brasil, Acre
P. cuspidata Warb.	B-397	38698 A	*Krukoff 8373*	Brasil, Amazonas
P. feruginea Standl.	B-398		*Coêlho & al. 339*	Brasil, Amazonas
P. guianensis Aubl.	B-399	355615 B	*Berg & al. BG 772*	Brasil, Para
P. lævis Benth.	B-400	673930 B	*Boschwezen 4010*	Surinam
P. minor R. Ben.	B-014	358752 B	*Schunke 8487*	Peru, Amazonas
P. mollis Trec.	B-581		*van Donselaar 1681*	Surinam
P. velutina Miq.	B-447	361783 B	*Prance 21011*	Brasil, Amazonas
P. sp.	B-448		*Berg & Nee 355*	Panama, Canal Zone
P. sp.	B-449		*Herbario Adolfo Tonduz 12930*	

Table 2 : Wood specimens of the *Cecropiaceæ* studied.

Species	Xylarium	Collector	Collection locality	Minimum diameter (cm)
Cecropia burriada Cuatr.	U 25025	*Cuatrecasas 15260*	Colombia, Choco	10
C. concolor Willd.	U 20959	*Prance & Berg P 19817*	Brasil, Amazonas	9
C. ficifolia Snethl.	U 20919	*Prance & Berg P 18526*	Brasil, Amazonas	9
C. garcia Standl.	U 27511	*Cuatrecasas 16467*	Colombia, Choco	10
C. monostachya C. Berg	U 23612	*Berg, Maas & ter Welle 416*	Equador	2
C. obtusa Trec.	U 21569	*Smith 2164*	Guyana	10
C. peltata L.	U 25719	*Süss 17*	Cuba	
C. riparia Warb.	U 21655	*Smith 3426*	Guyana	
C. sciadophylla Mart.	U 179	*Stahel 179*	Surinam	10
»	U 2146	*B.B.S. V16*	Surinam	9
»	U 2296	*Ellenberg*	Peru	10
»	U 2379	*Lindeman 3617*	Surinam	6
»	U 5124	*BAFOG 39M*	Fr. Guiana	6
»	U 7581	*Krukoff 6237*	Brasil, Amazonas	2
»	U 17503	*Maguire & al. 55577*	Surinam	15
»	U 19622	*Krukoff 4789*	Brasil, Amazonas	7
»	U 19929	*Krukoff 5389*	Brasil, Acre	2
»	U 23290	*Heyde 710*	Surinam	7
C. telealba Cuatr.	U 27512	*Cuatrecasas 18353*	Colombia, Choco	14
Coussapoa angustifolia Aubl.	U 4470	*Lindeman 6545*	Surinam	9
C. asperifolia Trec.	U 3917	*Lindeman 5709*	Surinam	25
»	Dw 5596		Brasil	10
C. batavorum Akk. & Berg	U 25671	*v. Rooden, ter Welle & Topper 700*	Colombia, Choco	
C. contorta Cuatr.	U 25192	*Cuatrecasas 14284*	Colombia, Choco	6
C. hololeuca Miq.	U 27072	*Berg & Akkermans 1142*	Equador	
C. latifolia Aubl.	U 22728	*Lindeman & Heyde 78*	Surinam	15
C. trinervia Spruce	U 27032	*Berg & Akkermans 1038*	Equador	6
C. villosa P. & E.	U 20911	*Prance & Berg P. 18455*	Brasil, Amazonas	8

TABLE 2 (Contd.).

Species	Xylarium	Collector	Collection locality	Minimum diameter (cm)
Musanga cecropioides R. Br.	U 6445	ex *RBHw*	Cameroon	18
»	U 24230	*Louis 13501*	Congo	30
»	U 24231	*Donis 435*	Congo	30
»	U 24386	*Antoine 283*	Congo	50
»	U 24489		Angola	
»	U 24613	ex MAD-SJRw *15253*	Liberia	20
»	U 24614	ex MAD-SJRw *15799*	Liberia	20
»	U 24622	ex MADw *36807*	Ivory Coast	20
»	Dw 5609	*Antoine s.n.*	Zaïre	20
M. leo-creræ Haum.	U 24232	*Bauxin 1021*	Rwanda	75
Myrianthus arboreus Pal. Beauv.	U 20313	*de Briey 49*	Zaire	
»	U 24385	*R 478-80*	Tanganyika	15
»	U 24446	*Leeuwenberg 9656*	Cameroon	7
»	U 24619	ex MADw *36828*	Ivory Coast	10
»	U 24632	ex MADw *32716*	Congo	
M. holstii Engl.	U 15509	ex RBHw *1542*	East Africa	8
»	U 15525	ex RBHw *1577*	East Africa	8
»	U 24234	*Bouxin 1291*	Rwanda	
M. libericus Rendle	U 24235	*Cooper 285*	Liberia	
»	U 24615	ex MAD-SJRw *13778*	Liberia	
»	U 24617	ex MAD-SJRw *15198*	Liberia	
»	U 24621	ex MADw *36781*	Ivory Coast	15
M. serratus (Trec.) B. & H.	U 24618	ex MAD-SJRw *15110*	Liberia	4
Poikilospermum amboinense Zipp. ex Miq.	U 26781	*Lam 647*	Indonesia, NW Guinea	1,5
P. inæquale Chew	U 26780	*Docters v. Leeuwen 9671*	Indonesia, NW Guinea	1
P. naucleiflorum Euse	U 27519 RTIw	1507/i22-H 1868-274		3
P. suaveolens (Bl.) Merr.	U 27070	*Jacobs 8502*	Indonesia, Sumatra	3,5
»	Pw/U 27516	*de Vogel 4516*	Indonesia, N. Moluccas	2
P. sp.	Lw/U 27517	*Jacobs 9575*	Papua NW Guinea	2
P. sp.	U 27518 RTIw	*Koorders 35779 B*	Indonesia, Java	1,5

Table 2 (Contd.)

Species	Xylarium	Collector	Collection locality	Minimum diameter (cm)
Pourouma acuminata Mart. ex Miq.	U 16196	*Krukoff 8427*	Brasil, Amazonas	10
P. acutiflora Trec.	U 13744	*Hatschbach & Lindeman 13537*	Brasil, Parana	15
P. apiculata Spruce	Dw 5640		Brasil	10
P. aspera Trec.	U 25405	*Cuatrecasas 15071*	Colombia	8
P. cecropiifolia Mart.	U 19763	*Krukoff 5109*	Brasil, Amazonas	18
»	U 19903	*Krukoff 5327*	Brasil, Acre	4
P. chocoana Standl.	U 24925	*Cuatrecasas*	Colombia, Choco	5
P. digitata Trec.	Dw 2225	*M 2214*		10
»	U 17970	*Oldenburger, Norde & Schulz 1406*	Surinam	11
P. guianensis Aubl.	U 11140	*Florschütz & Maas 3132*	Surinam	4
»	U 19274	*Krukoff 1297*	Brasil, Amazonas	
»	U 20956	*Prance & Berg P 18250*	Brasil, Amazonas	20
»	U 21586	*Smith 2845*	Guyana	
P. hirsutipetiolata Mildbr.	U 14494	*de Bruyn 1546*	Colombia	12
P. hispida Standl.	U 25420	*Cuatrecasas 14881*	Colombia, Choco	2
P. lævis Benth.	U 17502	*Maguire & al. 55576*	Surinam	17
P. maroniensis R. Ben.	U 1233	*Lanjouw & Lindeman 432*	Surinam	25
»	U 21508	*Smith 2731*	Guyana	
P. melinonii R. Ben.	U 1208	*Lanjouw & Lindeman 399*	Surinam	15
»	U 20897	*Prance & Berg P 18136*	Brasil, Amazonas	25
P. mollis Trec.	U 8669	*Ellenberg 2297*	Peru	
P. ovata Trec.	U 8155	*Krukoff 7073*	Brasil, Amazonas	10
P. substrigosa Mildbr.	Dw 5636	*USw 6268*	Brasil	10
P. triloba Trec.	U 19886	*Krukoff 5309*	Brasil, Acre	13
P. sp.	U 27206	*Mexia s.n.*	Peru	
P. sp.	U 27513	*Dusén 17345*	Brasil, Parana	1,5
Urticaceæ				
Boehmeria pavonii Wedd.	U 21090	*Schunke 4977*	Peru	2
B. ramiflora Jacq.	U 15446	*Chambers 2686*	Dominica	4
Gyrotænia microcarpa F. & R.	U 8357	*USw 6019*	Jamaica	2
Myriocarpa stipitata Benth.	U 21084	*Schunke 4008*	Peru	1,5
Touchardia latifolia Gan.	U 18601	*Stern & Herbst 518*	Hawaii	4
Urera elata (Sw.) Griseb.	U 27194	*Mathias & Taylor 5343*	Peru	1
U. hypselodendron (Horhst.) Wedd.	U 15936	*Schlieben 1721* ex RBHw	East Africa	3
»	U 27404	*Berg*	Zimbabwe	3

The quantitative wood data were measured as follows : vessel diameters were measured in tangential direction ; averages are based on 25 measurements. The vessel frequency is based on 25 counts of areas of 1 sq. mm. In the descriptions, average, minimum and maximum values are given for both characters. The percentage of solitary vessels was calculated after examining an area showing at least 100 pores. Clusters and multiples were regarded as 2, 3, 4, etc. vessels, depending on the number of vessels per group. For the intervascular pits the minimum and maximum sizes are given. Vessel member length, fibre length and parenchyma length (including both strands and fusiform cells) are based on 25 measurements per sample. Averages, minimum and maximum sizes are given. Additionally, the averages were used to calculate the ratio of fibre length/vessel element length, in the descriptions referred to as F/V ratio. For the fibres, maximum wall thickness, maximum lumen diameter and the average ratio of lumen diameter/wall thickness (= twice maximum wall thickness), in the descriptions referred to as L/W ratio, are given. Multiseriate ray height is presented in micrometers (μm), ray width in number of cells. The data concern the averages of the 25 highest rays as observed in each section. Uniseriate ray height is based on 25 measurements per section. The percentage of uniseriate rays taken from the total number of uniseriate and multiseriate rays, and the percentage of vertically compound multiseriate rays is reported. The number of rays per mm is the average of 25 counts. The epidermal cells of the leaves as seen in the greater part of the samples were hardly measurable (e.g. covered by arachnoid hairs). In the descriptions the average dimensions of the epidermal cells are called tall (35 –45 μm), small 25—35 μm), or very small (less than 25 μm). The shape of the periclinal walls is only mentioned if it is not straight or faintly sinusoid. " Intermediate layers " are layers of palisade-like tissue, consisting of conjugated spongy cells, lying between the palisade tissue and the spongy tissue. The midrib vascular system was studied at one third the lamina length from the leaf base. The petiole vascular system was studied at one half the length of the petiole.

GENERIC DESCRIPTIONS

I. SECUNDARY XYLEM

1. **Cecropia** Loefling — Pl. 2, *1*.

Studied : 10 species, 19 specimens.

A genus of probably 70-80 species in tropical America, forming small to tall trees often with stilt-roots.

Growth rings faint or absent. Vessels diffuse, round to oval, solitary (50-82 %) and in radial multiples and irregular clusters of 2-3 (5), 1-3 (0-9) per sq. mm, diameter 155-300 (150-350) μm, vessel member length 500-690 (400-800) μm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, round or polygonal, 12-18 μm. Thin-walled tyloses present or absent.

Fibres non septate, diameter 26-50 μm, walls 2-4 (6) μm, L/W ratio 1.6-10, gelatinous fibres scarce. Pits simple, mainly on the radial walls. Length 1100-2100 (975-2400) μm, F/V ratio 2.2-3.5.

Rays heterogeneous, uniseriate (3-25 %) and multiseriate, 3-7 (2-10) per mm, sheath cells scarcely present or absent. Uniseriate rays mainly composed of square to upright cells, ray height 300-700 (200-950) μm. Multiseriate rays composed of upright and procumbent cells, vertically compound 0-27 %, 1000-2200 (500-3250) μm high, 2-6 cells in width, uniseriate parts 1-4 (0-16) cells, sometimes containing rhombic crystals.

Parenchyma scarce. Paratracheal parenchyma vasicentric to aliform, sometimes confluent. Strands 4-6 (8) cells, length 570-770 (510-870) µm, sometimes containing rhombic crystals. Apotracheal parenchyma terminal, sometimes consisting of 2 narrow, concentric bands, present or absent.

Specific gravity : 0.25-0.55.

NOTE : Radial latex tubes were observed in a few samples of *C. sciadophylla* Mart. and in *C. monostachya* C. C. Berg.

2. **Coussapoa** Aublet — Pl. 2, *3*.

Studied : 8 species 9 specimens.

A genus of 49 species in tropical America. Usually hemi-epiphytic shrubs or trees with aerial roots or with stilt-roots if terrestrial.

Growth rings faint or absent. Vessels diffuse, round to oval, solitary (25-83 %) and in radial multiples and irregular clusters of 2-8 (21), 1-6 (0-11) per sq. mm, diameter 220-300 (200-340) µm. Vessel member length 475-600 (400-725) µm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, round or polygonal, 10-15 µm. Thin-walled tyloses usually present.

Fibres non septate, diameter 18-25 µm, walls 2-3.5 µm, L/W ratio 2-5, gelatinous fibres usually present. Pits simple, mainly on the radial walls. Length 1100-1800 (875-2175) µm, F/V ratio 2.5-3.7.

Rays heterogeneous, uniseriate (21-35 %) and multiseriate, 4-7 (3-9) per mm, sheath cells present or absent. Uniseriate rays mainly composed of square to upright cells, ray height 300-500 (200-980) µm. Multiseriate rays composed of upright and procumbent cells, vertically compound 0-10 %, 700-1100 (450-1600) µm high, 3-6 cells in width, uniseriate parts 1-2 (0-8) cells.

Parenchyma paratracheal, banded, irregular, wavy, 1-2 (0-3) per mm, 5-9 (3-15) cells in width. Strands 5-8 (14) cells, length 600-710 (530-870) µm, containing some to many rhombic crystals.

Specific gravity : 0.50-0.75.

NOTE : Radial latex tubes observed in *C. latifolia* Aublet.

3. **Musanga** R. Brown — Pl. 2, *2*.

Studied : 2 species, 10 specimens.

A genus of 2 species in tropical Africa forming trees with stilt-roots.

Growth rings faint or absent. Vessels diffuse, round to oval, solitary (50-93 %) and in radial multiples and irregular clusters of 2-3 (4), 1-2 (0-4) per sq. mm, diameter 210-310 (190-350) µm, vessel member length 450-605 (350-725) µm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, round to polygonal, 12-15 (18) µm. Thin-walled tyloses usually present.

Fibres non septate, diameter 34-54 µm, walls 1-3.5 µm, L/W ratio 5-over 25, gelatinous fibres present or absent. Pits simple, mainly on the radial walls. Length 1150-1950 (975-2400) µm, F/V ratio 2.1-3.2.

Rays heterogeneous, uniseriate (5-11 (23) %) and multiseriate, 3-5 (2-7) per mm, sheath cells absent. Uniseriate rays mainly composed of square to upright cells, ray height 270-470 (200-720) µm. Multiseriate rays composed of upright and procumbent cells, vertically compound 0-60 %, 750-1100 (500-1850) µm high, 2-4 cells in width, uniseriate parts 1-3 (0-9) cells, often containing rhombic crystals.

Parenchyma scarce. Paratracheal parenchyma vasicentric to aliform, strands 4-5 (12) cells, length 625-775 (550-950) µm, often containing rhombic crystals. Apotracheal parenchyma terminal, present or absent.

Specific gravity : 0.12-0.40.

4. **Myrianthus** Pal. Beauv. — Pl. 2, *4*.

Studied : 4 species, 13 specimens.

A genus or 7 species in tropical Africa. Usually medium-sized trees or shrubs with stilt-roots or sometimes lianas.

Growth rings faint or absent. Vessels diffuse, round to oval, solitary (30-85 %) and in radial multiples and irregular clusters of 2-3 (5), 2-6 (1-11) per sq. mm, diameter 120-250 (110-275) µm, vessel member length 400-550 (300-675) µm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, round or polygonal, 10-15 µm. Thin-walled tyloses present or absent.

Fibres non septate, diameter 18-29 µm, walls 2.2-5 µm, L/W ratio 2-5, gelatinous fibres present or absent. Pits simple mainly on the radial walls. Length 1100-1850 (950-2125) µm, F/V ratio 2.5-4.0.

Rays heterogeneous, uniseriate (12-50 %) and multiseriate, 4-8 (2-10) per mm, sheath cells present or absent. Uniseriate rays mainly composed of square to upright cells, ray height 350-850 (250-1450) µm, multiseriate rays composed of upright and procumbent cells, vertically compound 0-10 %, 1000-1750 (700-2500) µm, 4-10 cells in width, uniseriate parts 1-4 (0-15) cells, sometimes containing rhombic crystals.

Parenchyma banded, irregular, wavy, 1-2 (3) par mm, 4-12 (3-16) cells in width. Strands 4-5 cells, length 420-670 (400-900) µm, containing some to many rhombic crystals.

Specific gravity 0.45-0.60.

5. **Poikilospermum** Zipp. ex Miquel — Pl. 3, *1*.

Studied : 4 species, 7 specimens.

A genus of 20 species in tropical Asia. Hemi-epiphytic scramblers with aerial roots.

Growth rings absent. Vessels diffuse, round to oval, solitary (55-88 %) and in radial multiples and irregular clusters of 2-3 (9), 5-9 (3-12) per sq. mm, diameter 260-310 (180-400) µm, vessel member length 325-385 (250-475) µm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, round or polygonal, 15-20 µm. Thin-walled tyloses present or absent.

Fibres showing dimorphism : short fibres, length 545-865 (400-1100) µm, non septate, diameter 22-26 µm, walls 2.5-3.5 µm, L/W ratio, 3.5-5, gelatinous fibres scarce. Pits simple, on radial and tangential walls. F/V ratio 1.6-2.4. Very long fibres, length 4000-5000 µm.

Rays heterogeneous, multiseriate, partly unlignified, composed of upright and procumbent cells, sometimes vertically compound to vertical rows, 1540-2875 (700-4700) µm high, 4-9 cells in width, uniseriate parts absent, 1-3 per mm.

Parenchyma : paratracheal parenchyma vasicentric ; apotracheal parenchyma in irregular unlignified concentric bands. Strands 370-450 (275-625) µm, containing druses and often rhombic crystals.

Specific gravity unknown.

Note : Juvenile parts differ in many characters from the foregoing generic description :

Vessels 9-22 (3-33) per sq. mm, diameter 100-150 (85-200) µm, vessel member length 295-345 (200-450) µm.

Fibres, diameter 14-16 µm, walls 3-4 µm, L/W ratio 2-3. Very long fibres absent.

Rays heterogeneous or homogeneous, unlignified parts scarce or absent, 4 (2-7) per mm.

Unlignified apotracheal parenchyma absent or scarce.

6. **Pourouma** Aublet

Studied : 17 species, 26 specimens.

A genus of probably more than 50 species in tropical America. Small or medium-sized trees, often with stilt-roots.

Growth rings faint or absent. Vessels diffuse, round to oval, solitary (55-95 %) and in radial multiples and irregular clusters of 2-3 (4), 1-6 (0-8) per sq. mm, diameter 125-255 (110-305) µm, vessel member length 475-850 (350-930) µm. Perforations simple. Intervascular pits alternate, round or polygonal, 10-20 µm. Thin-walled tyloses present or absent.

Fibres non septate, diameter 18-36 µm, walls 1.2-4 µm, L/W ratio 3-9, gelatinous fibres present or absent. Pits simple, mainly on the radial walls. Length 940-1725 (775-2 070) µm, F/V ratio 1.6-2.7.

Rays heterogeneous, uniseriate (5-53 %) and multiseriate, 4-9 (3-12) per mm, sheath cells present or absent. Uniseriate rays mainly composed of square to upright cells, ray height 300-750 (200-1000) µm, multiseriate rays composed of upright and procumbent cells, vertically compound 8-23 (45 %), 450-1260 (1800) µm high, 2-5 cells in width, uniseriate parts 1-6 (0-16) cells, sometimes containing rhombic crystals.

Parenchyma paratracheal variable, vasicentric and aliform to confluent and even banded. Bands irregular, wavy, 2-3 per mm, 5-6 (4-8) cells in width. Strands 5-6 (7) cells, length 560-950 (450-1000) µm, often containing rhombic crystals. Apotracheal parenchyma terminal, sometimes consisting of 2 narrow, concentric bands, present or absent.

Specific gravity 0.40-0.75.

Note : Radial latex tubes observed ino ne sample of *P. melinonii* R. Ben. The multiseriate rays of *P. triloba* Trec. are much higher than those in the foregoing description : 2280 (1500-3500) μm.

Discussion on wood anatomical characters

The family *Cecropiaceæ* can be divided into two groups : the genus *Poikilospermum* and the genera *Cecropia*, *Musanga*, *Coussapoa*, *Myrianthus* and *Pourouma*. The latter group can be sub-divided into the *Cecropia-Musanga* group and the *Coussapoa-Myrianthus* group, with *Pourouma* overlapping both groups. These divisions can be made with regard to many wood characteristics, for example (see also table 6) : the average number of vessels per sq. mm, 1-3 in *Cecropia* and *Musanga*, 1-6 in *Coussapoa*, *Myrianthus* and *Pourouma*, 5-9 in *Poikilospermum* ; the average vessel member length, 325-385 μm in *Poikilospermum* and 400-850 μm in the other genera ; the location of the fibre pits which are on both radial and tangential walls in *Poikilospermum* and on radial walls only in the other genera ; the average fibre length, 545-865 μm for the short fibres and 4000-5000 μm for the long fibres in *Poikilospermum* varies between 940 and 2100 μm in the other genera ; the rays with exception of *Poikilospermum* consist of 2 types, uniseriates (5-53 %) and multiseriates ; the number of rays per mm, 1-3 in *Poikilospermum* and 3-9 in the other genera ; *Poikilospermum* is the only genus with unlignified ray parts and unlignified apotracheal parenchyma ; the average parenchyma strand length, 370-450 μm in *Poikilospermum* and 420-950 μm in the other genera ; the crystal type, druses and rhombic crystals in *Poikilospermum* and rhombic crystals only in the other genera.

The genus *Poikilospermum* consists of hemi-epiphytic scramblers. The unlignified parenchyma and the reticulate parenchyma pattern in this genus might be related to the climbing habit (ter Welle & Koek-Noorman, 1981). Because of the facts that there are non-climbing members of the *Urticaceæ* which also have unlignified parts and that all (climbing) members of the *Moraceæ* lack this phenomenon, this character supports the taxonomic separation of *Poikilospermum* from the other genera. Species of the genus *Coussapoa* are usually hemi-epiphytic. The only indication of a correlation between this habit and the characters found might be the number of vessels per multiple, which is also observed in the hemi-epiphytic genus *Poikilospermum*. *Pourouma* and *Myrianthus* are small to medium-sized trees, *Cecropia* and *Musanga* are pioneer plants (Berg, 1978, 1981). These two groups of genera show similarities in characters. The montane species like *Myrianthus holstii* Engl. and *Musanga leo-erreræ* Haum. show a smaller pore and fibre diameter, and shorter vessel members and fibres than the lowland species like *Myrianthus arboreus* Pal. Beauv. and *Musanga cecropioides* R. Br. (cf. van den Oever, Baas & Zandee, 1981).

Considering the range of diversity of the wood characters of the *Moraceæ*, the *Cecropiaceæ* could be placed in the *Moraceæ* on the basis of their wood structure (Mennega, pers. comm. in Berg, 1978 ; Topper, pers. comm.). This may be true concerning the genera *Cecropia*, *Coussapoa*, *Musanga*, *Myrianthus* and *Pourouma*, particularly because of the presence of latex tubes in some samples. These 5 genera are characterized by diffusely distributed vessels, solitary (25-95 %) and in radial multiples and irregular clusters of 2-8 (21), 1-6 (0-11) per sq. mm, diameter 120-310 (110-350) μm, vessel member length 400-850 (300-930) μm.

Perforations simple. Intervascular pits alternate, round or polygonal, 10-18 µm. Fibres non septate, diameter 18-54 µm, walls 1-5 (6) µm, L/W ratio 1.6-over 25. Pits simple, on radial walls. Length 940-2100 (775-2400) µm, F/V ratio 1.6-4.0. Rays heterogeneous, uniseriate (0-53 %) and multiseriate, 3-9 (2-12) per mm. Uniseriate rays mainly composed of square to upright cells, ray height 270-850 (200-1450) µm. Multiseriate rays composed of upright and procumbent cells, vertically compound 0-60 %, 450-2200 (350-3250) µm high, 2-10 cells in width, uniseriate parts 1-6 (16) cells. Paratracheal parenchyma vasicentric, aliform, confluent or banded ; bands irregular, wavy, 1-3 per mm, 4-12 (3-16) cells in width. Strands 420-950 (400-1000) µm, 3-8 (4-11) cells, often containing rhombic crystals. Specific gravity 0.12-0.75.

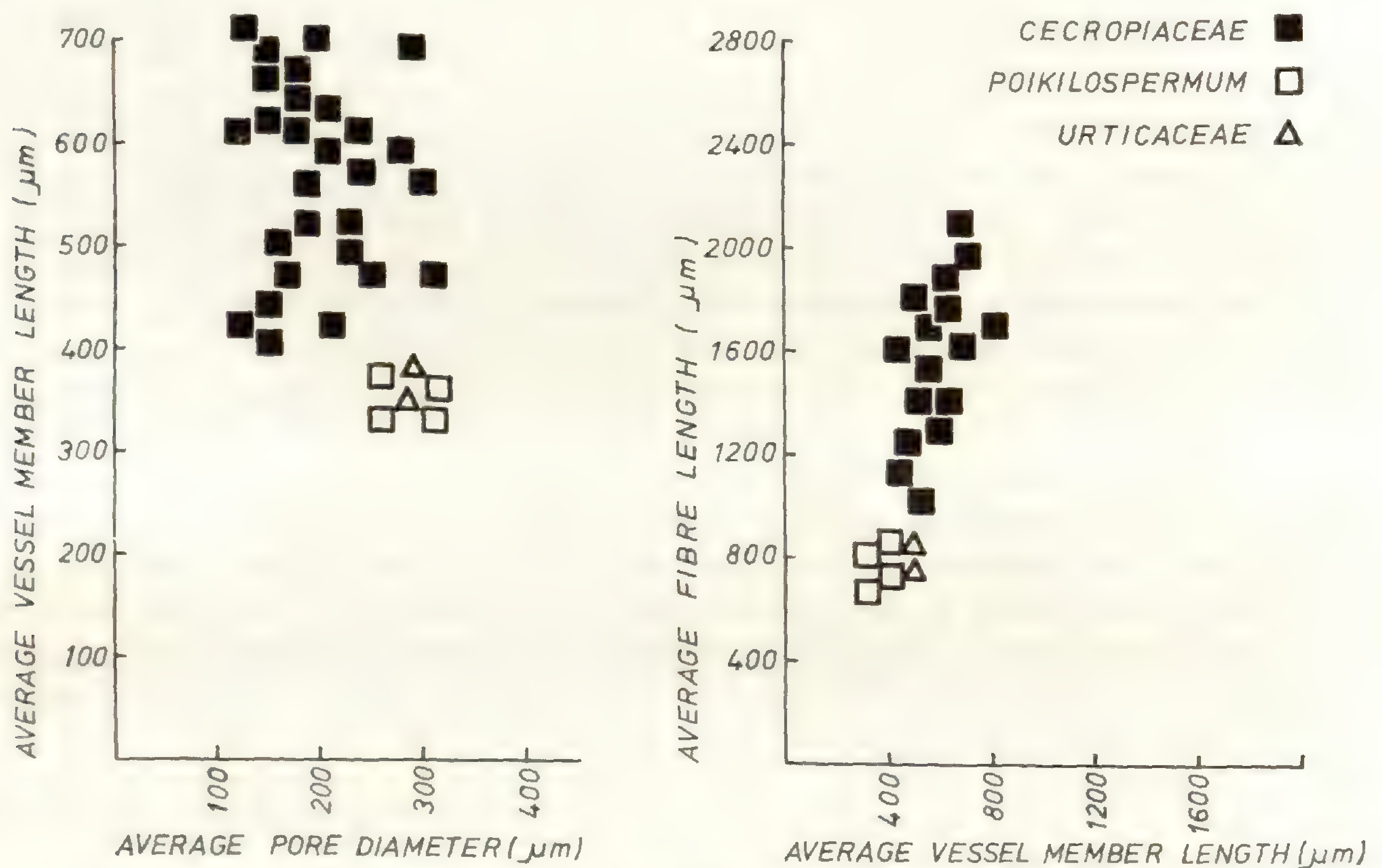


FIG. 1. — Vessel member length, fibre length, and pore diameter of the *Cecropiaceæ*, the genus *Poikilospermum* and some representatives of the *Urticaceæ*.

Based on data from literature (METCALFE & CHALK, 1950) and on our own observation the wood of *Poikilospermum* seems to be rather urticaceous. Its vessel diameter, F/V-ratio (see fig. 1), location of the fibre pits, ray type, number of rays per mm, the presence of unlignified parts, and the crystal type are in agreement with features observed in species of the genera *Boehmeria*, *Gyrotænia*, *Myriocarpa*, *Touchardia*, *Urera* and *Urtica*. The presence of the 4000-5000 mm long fibres which occur in *Poikilospermum* could not be demonstrated in the *Urticaceæ*. Some of the species of the tribes *Urereæ* and *Boehmerieæ* have unlignified parenchyma in the wood, part of these species are climbers or lianas (e.g. *Urera hypselodendron*, Pl. 3,2), the others are non-climbing shrubs or herbs (e.g.

Gyrotænia, *Laportea*, *Myriocarpa*, *Touchardia*, *Urtica dioica*, *Urera elata*). Table 3 shows that the wood of *Poikilospermum* closely resembles the wood of the climbing representatives of the tribe *Urereæ*.

TABLE 3 : Comparison of relevant characters of the genus *Poikilospermum* and some urticaceous taxa.

	U. hyps. (A)	Poik. (A)	Poik. (J)	U. hyps. (J)	Boehmeria	Urticaceæ
Vessel diameter (μm)	290-350	260-310	100-150	120-180	90-120	110-140
Vessel member length (μm)	375	325-385	295-345		330-475	445-520
Vessels per sq. mm	4-10	5-9	9-22	8-12	17-23	8-16
Fibre length (μm)	630-810	550-870	655-810		650-730	725-920
Fibre pit location	R, T	R, T	R, T	R, T	R, T	R, T
Rays per mm	1-3	1-3	2-7	2-6	5-8	2-6
Unlignified parts	+	+	—	—	—	+
Druses	+	+	+	+	+	+

U. hyps. = *Urera hypselodendron* ; Poik. = *Poikilospermum* ; A = adult ; J = juvenile ; *Urticaceæ* = the non-climbing species with unlignified parts in the wood.

TABLE 4 : Comparison of relevant characters of the climbing species of the tribe *Urereæ*, the genus *Poikilospermum*, the *Cecropiaceæ s. s.* (containing the genera *Cecropia*, *Coussapoa*, *Musanga*, *Myrianthus* and *Pourouma*) and the *Moraceæ* (METCALFE & CHALK, 1950 ; TOPPER, pers. comm.) and the *Urticaceæ* (METCALFE & CHALK, 1950 ; GANGADHARA & INAMDAR, 1977).

WOOD	URTICACEÆ	UREREÆ	POIKILOSP.	CECR. *s.s.*	MORACEÆ
Vessel diameter (μm)	100-200	290-350	260-310	120-310	100-200
Vessel member length (μm)	300-500	375	325-385	400-850	300-500
Vessels per sq. mm	1-6(15)	4-10	5-9	1-6	1-5
Fibre length (μm)	750-1 500	630-810	550-870	940-2100	600-1900
Fibre pit location	R, T	R, T	R, T	R	R
Ray type (Kribs, 1935)	He I, Ho II	Ho II	Ho II	He II	He I, II
Rays per mm	1-3	1-3	1-3	3-9	3-11
Unlignified parts	+/—	+	+	—	—
Druses	+/—	+	+	—	—
LEAF					
Stomatal type	ani-ano	ani (ano)	ani	ano	ano (ani)
Bundle sheath extensions	—	—	—	+	+
Long shaped cystoliths	+/—	+	+	—	—
Raphides	+/—	+/—	+/—	—	—

Stomatal types : ano = anomocytic ; ani = anisocytic (METCALFE & CHALK, 1979).

II. LEAF ANATOMICAL DESCRIPTIONS

1. **Cecropia** Loefling — Pl. 4, *2*, *3*.

Studied : 4 species, 5 specimens.

In surface view : Indumentum of thin, frizzed, unicellular, arachnoid hairs, abaxial ; unicellular, needle-shaped, rarely hooked hairs (mainly on abaxial surface, rarely also on adaxial surface) ; adaxial, glandular hairs with multicellular, globular heads on 3-5-celled, uniseriate stalks, solitary or in groups of 2-4 ; abaxial, uniseriate 5-8-celled, curved, glandular hairs with or without globular to elongated heads ; and mostly abundant, conical papillæ containing lithocysts. Müllerian bodies and pearl glands present or absent. Epidermal cells polygonal ; adaxial cells overlying large crystalliferous mesophyll cells forming a rosette. Stomata almost entirely confined to abaxial surface, anomocytic, average length of guard cell pairs 15-20 μm, average width 12-18 μm. Hydathodes formed by 10-15 water pores each, present or absent on adaxial surface. Minor veins usually very prominent in abaxial epidermis.

In transverse section : Lamina bifacial. Epidermal cells small, especially abaxially between the veins. Adaxial epidermal cells sometimes with periclinal division walls and/or mucilaginous inner walls. Stomata raised above level of unspecialized cells. Adaxial hypodermis of 1 or 2 layers of parenchyma cells, including mucilage cells present or absent. Mesophyll consisting of one layer of palisade cells (sometimes subdivided), compact spongy tissue, with or without an intermediate layer in between. Veins with sclerenchymatous vertical bundle sheath extensions (touching adaxial hypodermis and abaxial epidermis). Midrib with a flat or raised adaxial surface and a prominently raised abaxial surface ; peripheral ground tissue parenchymatous to collenchymatous, interspersed with mucilage cells ; vascular system composed of a closed or variously interrupted cylinder, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres, and enclosing a parenchymatous " pith ". Vascular system of petiole similar. Crystals present as large druses throughout mesophyll and as small to large druses in petiole and midrib.

Note : Müllerian bodies (Schimper, 1888 ; Rickson, 1971, 1976) are ovoid or pear-shaped, 3 × 1 mm, deciduous, multicellular, food bodies. The apex of each body communicates with the exterior via a stoma (Metcalfe & Chalk, 1950). The bodies on the lower surface of the base of the petiole are situated amongst a velvety covering of uniseriate hairs (Baily, 1922 ; Janzen, 1973). Sometimes these trichilia are reduced or even lacking (Berg, 1980, 1981 ; Burger, 1977).

Pearl glands (Meyen, 1837) are trichomes on the petiole and the blade. They are non-secretory, large, vacuolate cells, containing lipid droplets and a small number of glycogen plastids (Rickson, 1976).

2. **Coussapoa** Aublet

Studied : 11 species, 18 specimens.

In surface view : Indument of thin, frizzed, unicellular arachnoid hairs, abaxially present or absent ; unicellular needle-shaped, often wavy hairs (mostly on abaxial surface, rarely also on adaxial surface) ; adaxial, glandular hairs with multicellular, globular heads on 3-5-celled, uniseriate stalks, mostly in groups of 2-4, present or absent ; abaxial, uniseriate, 6-10-celled, curved, glandular hairs with globular to elongated heads, mostly present ; and conical papillæ sometimes present. Epidermal cells polygonal ; adaxial cells overlying large crystalliferous mesophyll cells forming a rosette. Stomata confined to abaxial surface, anomocytic, average length of guard cell pairs 15-20 μm, average width 12-18 μm. Hydathodes formed by 10-15 water pores each, present or absent on adaxial surface. Minor veins usually very prominent in abaxial epidermis.

In transverse section : Lamina bifacial. Epidermal cells small, especially abaxially between the veins. Adaxial epidermal cells sometimes with silicified outer walls. Stomata sometimes raised above level of unspecialized cells. Adaxial hypodermis of 2 or 3 layers of parenchyma cells, including mucilage cells except in *C. villosa.* Mesophyll consisting of one layer of palisade cells (sometimes subdivided), loose spongy tissue, with or without an intermediate layer in between. Veins with sclerenchymatous vertical bundle sheath extensions (touching adaxial hypodermis and abaxial epidermis). Midrib with a flat or raised adaxial surface and a prominently raised abaxial surface ; peripheral ground tissue parenchymatous to collenchymatous, interspersed with mucilage cells ; vascular system composed of a closed or variously interrupted cylinder, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres, and enclosing 1 or 2 rows of bundles which are situated in the same direction as the most abaxial bundle of the cylinder (Pl. 1, *3*). Vascular system of petiole similar. Crystals present as druses throughout the mesophyll, in petiole and midrib ; rhombic crystals sometimes present.

3. **Musanga** R. Brown

Studied : 1 species, 2 specimens.

In surface view : Indumentum of thin, frizzed, unicellular arachnoid hairs, abaxial ; unicellular needle-shaped hairs on abaxial surface ; adaxial, glandular hairs with multicellular, globular heads on 3-5-celled, uniseriate stalks, in groups of 2-7 ; adaxial, uniseriate, 5-8-celled, curved, glandular hairs with or without globular to elongated heads ; and conical papillæ. Epidermal cells polygonal ; stomata entirely confined to abaxial surface, anomocytic, average length of guard cell pairs 15-20 μm, average width 12-18 μm. Minor veins usually very prominent in abaxial epidermis.

In transverse section : Lamina bifacial. Epidermal cells small. Adaxial epidermal cells sometimes with silicified outer walls. Adaxial hypodermis of 2 layers of parenchyma

cells, including mucilage cells. Mesophyll consisting of one layer of palisade cells, compact spongy tissue, with or without an intermediate layer in between. Veins with parenchymatous to collenchymatous vertical bundle sheath extensions (touching adaxial hypodermis and abaxial epidermis). Midrib with grooved adaxial surface and prominently raised abaxial surface ; peripheral ground tissue parenchymatous to collenchymatous, interspersed with mucilage cells ; vascular system composed of a closed or variously interrupted cylinder, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres, and enclosing a parenchymatous " pith ". Vascular system of petiole similar. Crystals present as druses throughout mesophyll, in petiole and midrib ; rhombic crystals sometimes present in midrib.

4. **Myrianthus** Pal. Beauv. — Pl. 4, *1*.

Studied : 3 species, 3 specimens.

In surface view : Indumentum of thin, frizzed, unicellular arachnoid hairs, abaxial ; unicellular, sometimes bicellular, needle-shaped hairs (mainly on abaxial surface, rarely also on adaxial surface) ; adaxial, glandular hairs with multicellular, globular heads on 3-5-celled, uniseriate stalks, in groups of 2-7 ; abaxial, uniseriate, 5-8 celled, curved, glandular hairs with or without globular to elongated heads. Epidermal cells polygonal ; abaxial cells partly papillated. Stomata entirely confined to abaxial surface, anomocytic, average length of guard cell pairs 15-20 µm, average width 12-18 µm. Minor veins usually very prominent in abaxial epidermis.

In transverse section : Lamina bifacial. Epidermal cells small, especially abaxially between the veins. Adaxial hypodermis of 1 or 2 layers of parenchyma cells. Mesophyll consisting of one layer of palisade cells, compact spongy tissue, with or without an intermediate layer in between. Veins with sclerenchymous vertical bundle sheath extensions (touching adaxial hypodermis and abaxial epidermis). Midrib with a flat adaxial surface and prominently raised abaxial surface ; peripheral ground tissue parenchymatous to collenchymatous, interspersed with mucilage cells ; vascular system composed of a closed or variously interrupted cylinder, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres, and enclosing 1 or 2 rows of bundles which are situated in the same direction as the most abaxial bundle of the cylinder (Pl. 1, *3*). Vascular system of petiole composed of a closed cylinder. Crystals present as large druses throughout the mesophyll and as small to large druses and rhombic crystals in petiole and midrib.

5. **Poikilospermum** Zipp. ex Miquel — Pl. 3, *3*, *4*.

Studied : 4 species, 5 specimens.

In surface view : Indumentum of unicellular, needle-shaped hairs sometimes on abaxial surface ; abaxial and adaxial, glandular hairs with unicellular or uniseriate heads (shape varies in the different species) on unicellular stalks. Epidermal cells polygonal. Stomata confined to the abaxial side, anisocytic, average length of guard cell pairs 25-30 µm,

average width 20-25 µm. Hydathodes formed by 20-40 water pores diffusely distributed on adaxial surface.

In transverse view : Lamina bifacial. Epidermal cells tall. Abaxial epidermal cells sometimes with periclinal division walls. Adaxial hypodermis of 1, 2 or 3 layers of parenchyma cells, including mucilage cells. Mesophyll consisting of two layers of palisade cells, and loose spongy tissue. Midrib with a flat adaxial surface and a prominently raised abaxial surface ; peripheral ground tissue parenchymatous to collenchymatous, interspersed with mucilage cells ; vascular system composed of one or more parallel arcs, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres ; the upper arc with strongly incurved edges. Vascular system of petiole composed of one or more closed or variously interrupted parallel arcs. Crystals present as numerous druses throughout mesophyll, in petiole and midrib ; raphides sometimes present in mesophyll. Cystoliths on both surfaces, on adaxial surface arranged pointing towards hydathodes (Pl. 3,*4*) and sometimes penetrating deeply into mesophyll, on abaxial surface along midrib and veins ; in shape punctiform, elongate or stellate.

6. **Pourouma** Aublet — Pl. 4, *4*.

Studied : 10 species, 12 specimens.

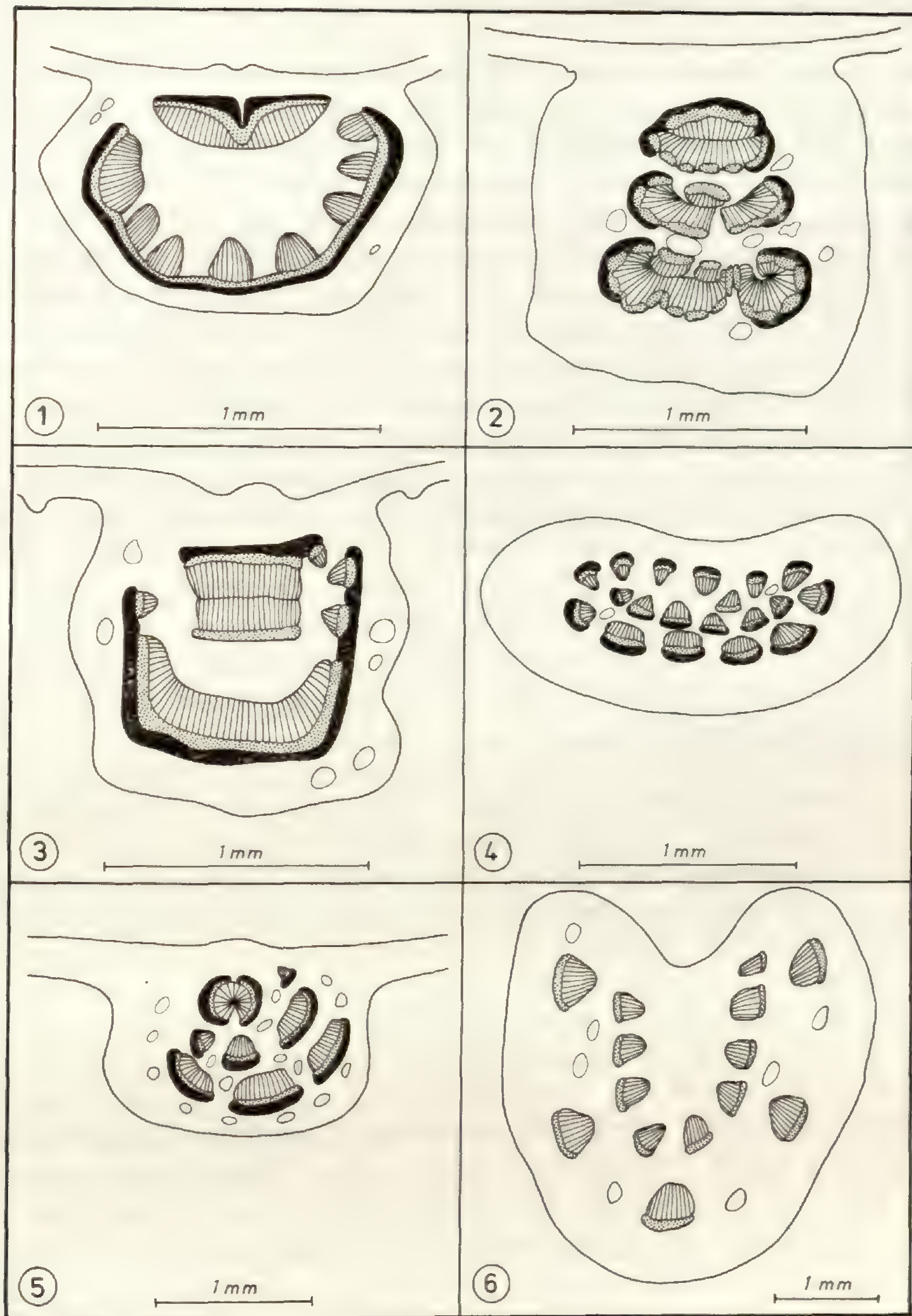
In surface view : Indumentum of thin, frizzed, unicellular arachnoid hairs, abaxial ; unicellular needle-shaped hairs (on abaxial surface and sometimes on adaxial surface) ; adaxial, glandular hairs with multicellular, globular heads on 3-7-celled, uniseriate stalks, in groups of 2-7, often in pits ; abaxial, uniseriate, 5-8-celled, curved, glandular hairs with or without globular to elongated heads ; and conical papillæ, sometimes present. Epidermal cells polygonal ; abaxially rarely papillated ; adaxial cells overlying large crystalliferous mesophyll cells forming a rosette. Stomata entirely confined to abaxial surface, anomocytic, average length of guard cell pairs 15-20 µm, average width 12-18 µm. Hydathodes formed by 10-15 water pores each, sometimes present on adaxial surface. Minor veins very prominent in abaxial epidermis.

In transverse section : Lamina bifacial. Epidermal cells small, especially between the veins. Stomata raised on pedestals. Adaxial hypodermis of 1 or 2 layers of parenchyma cells. Mesophyll consisting of one layer of palisade cells, loose or compact spongy tissue, with or without an intermediate layer in between. Veins with sclerenchymatous vertical bundle sheath extensions (touching adaxial hypodermis and abaxial epidermis). Midrib with a flat or grooved adaxial surface and a prominently raised abaxial surface ; peripheral ground tissue parenchymatous to collenchymatous, interspersed with mucilage cells ; vascular system composed of 2 or 3 closed or variously interrupted flattened cylinders, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres (Pl. 1, *2*). Vascular system of petiole composed of a closed or variously interrupted cylinder, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres, and enclosing a parenchyma " pith ". Crystals present as large druses throughout mesophyll ; sometimes druses in midrib, petiole and/or adaxial epidermis.

TABLE 5 : Comparison of some leaf anatomical characters of the *Cecropiaceæ s.l.*

	Cecropia	*Coussapoa*	*Musanga*	*Myrianthus*	*Pourouma*	*Poikilospermum*
INDUMENTUM :						
arachnoid hairs	+	+	+	+	+	—
needle-shaped hairs	+	(+)	+	+	+	(+)
conical papillae	+	(+)	—	—	(+)	—
similar glands on both surfaces	—	—	—	—	—	+
EPIDERMIS :						
cell size	small	small	small	small	small	large
silicified outer walls	(+)	(+)	+	—	—	—
rosettes	(+)	(+)	(+)	—	+	—
STOMATA :						
type	anomocytic	anomocytic	anomocytic	anomocytic	anomocytic	anisocytic
size (μm)	15-20	15-20	15-20	15-20	15-20	25-30
raised	(+)	(+)	—	—	+	—
HYDATHODES	(+)	(+)	—	—	(+)	+
HYPODERMIS :						
number of cell layers	0-2	2-3	2	1-2	1-2	1-3
mucilage cells	+	(+)	+	—	—	+
MESOPHYLL :						
number of palisade cell layers	1	1	1	1	1	2
intermediate layer	(+)	(+)	—	(+)	(+)	—
spongy tissue type	compact	loose	compact	compact	loose/compact	loose
BUNDLE SHEATH EXTENSIONS	+	+	+	+	+	—
MIDRIB VASCULAR SYSTEM TYPE	I	II	I	II	III	plate 1, *5*
PETIOLE VASC. SYSTEM TYPE	I	II	I	I	I	plate 1, *6*
CRYSTAL TYPE	dr	dr/rh	dr/rh	dr/rh	dr	dr/raphides
CYSTOLITHS IN LAMINA	—	—	—	—	—	+

Legend : dr = druses, rh = rhombic crystals, (+) = absent or present.



Pl. 1. — **Cecropia latiloba** Miq. : **1**, T. S. of the midrib. — **Pourouma lævis** Benth. : **2**, T. S. of the midrib. — **Myrianthus serratus** (Trec.) B. & H. : **3**, T. S. of the midrib. — **Coussapoa nitida** Miq. : **4**, T. S. of the petiole. — **Poikilospermum inæquale** Chew : **5**, T. S. of the midrib ; **6**, T. S. of the petiole.

Discussion of the leaf anatomical characters

There are several characters which distinguish the genus *Poikilospermum* from the other genera (table 5) : the presence of arachnoid hairs, the shape of the glands, the size of the epidermal cells, the stomatal type and sizes, the number of palisade cell layers, the presence of bundle sheath extensions, cystoliths and raphides (if present), and the vascular bundle system types. The genus *Poikilospermum* is the only one with two true palisade cell layers, however, in some samples of the other genera the intermediate layer is so palisade-like that it can hardly be distinguished. The type of cystoliths as occuring in the *Urticaceæ* can be found in *Poikilospermum* (Renner, 1907 ; Chew Wee-Lek, 1963). Other leaf anatomical characters which seem urticaceous are the petiole vascular system, the presence of raphides and the stomatal type : anisocytic stomata only occur in a part of the genus *Dorstenia* (*Moraceæ*), but are very common in the *Urticaceæ* (Metcalfe & Chalk, 1950).

Within the *Cecropiaceæ s.s.* (excluding *Poikilospermum*) the vascular bundle types are rather constant and therefore of diagnostic value. According to the midrib vascular system three groups can be recognized : *Cecropia, Musanga — Coussapoa, Myrianthus — Pourouma.* The petiole vascular system type divides the family *s.s.* into two groups : *Coussapoa — Cecropia, Musanga, Pourouma, Myrianthus.*

The presence of silicified outer walls, rosettes, mucilaginous hypodermal cells and conical papillae is of minor diagnostic value : variable on the genus level, totally lacking or always present (see also table 5).

An unambiguous subdivision of the *Cecropiaceæ s.s.* can not be proposed, because of the degree of leaf anatomical similarities. There are a few distinguishing characters, but they are not correlated. In spite of these differences, these five genera form a homogeneous group, which shows similarities with the *Moraceæ* (Kloos, pers. comm.) and which can be characterized by an indumentum of thin, frizzed, unicellular arachnoid hairs, abaxial ; adaxial, glandular hairs with multicellular, globular heads on 3-7-celled, uniseriate stalks, solitary or in groups of 2-7 ; abaxial, uniseriate, 5-10-celled, curved, glandular hairs with or without globular to elongated heads. Epidermal cells polygonal. Stomata almost entirely confined to abaxial surface, anomocytic, average length of guard cell pairs 15-20 μm, average width 12-18 μm. Lamina bifacial. Epidermal cells small, especially abaxially between the veins. Mesophyll consisting of one layer of palisade cells. Veins with vertical bundle sheath extensions (touching adaxial hypodermis and abaxial epidermis). Midrib with a prominently raised abaxial surface ; peripheral ground tissue parenchymatous to collenchymatous, interspersed with mucilage cells ; vascular system divided into 3 types :

I : a closed or variously interrupted cylinder, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres, and enclosing a parenchymatous " pith " (Pl. 1, *1*).

II : a closed or variously interrupted cylinder, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres, and enclosing 1 or 2 rows of bundles which are situated in the same direction as the most abaxial bundle of the cylinder (Pl. 1, *3*).

III : 2 or 3 closed or variously interrupted flattened cylinders, partly or wholly surrounded by sclerenchyma fibres (Pl. 1, *2*).

Vascular system of petiole : type I or II. Crystals present as druses throughout mesophyll, and in petiole and midrib.

GENERAL DISCUSSION

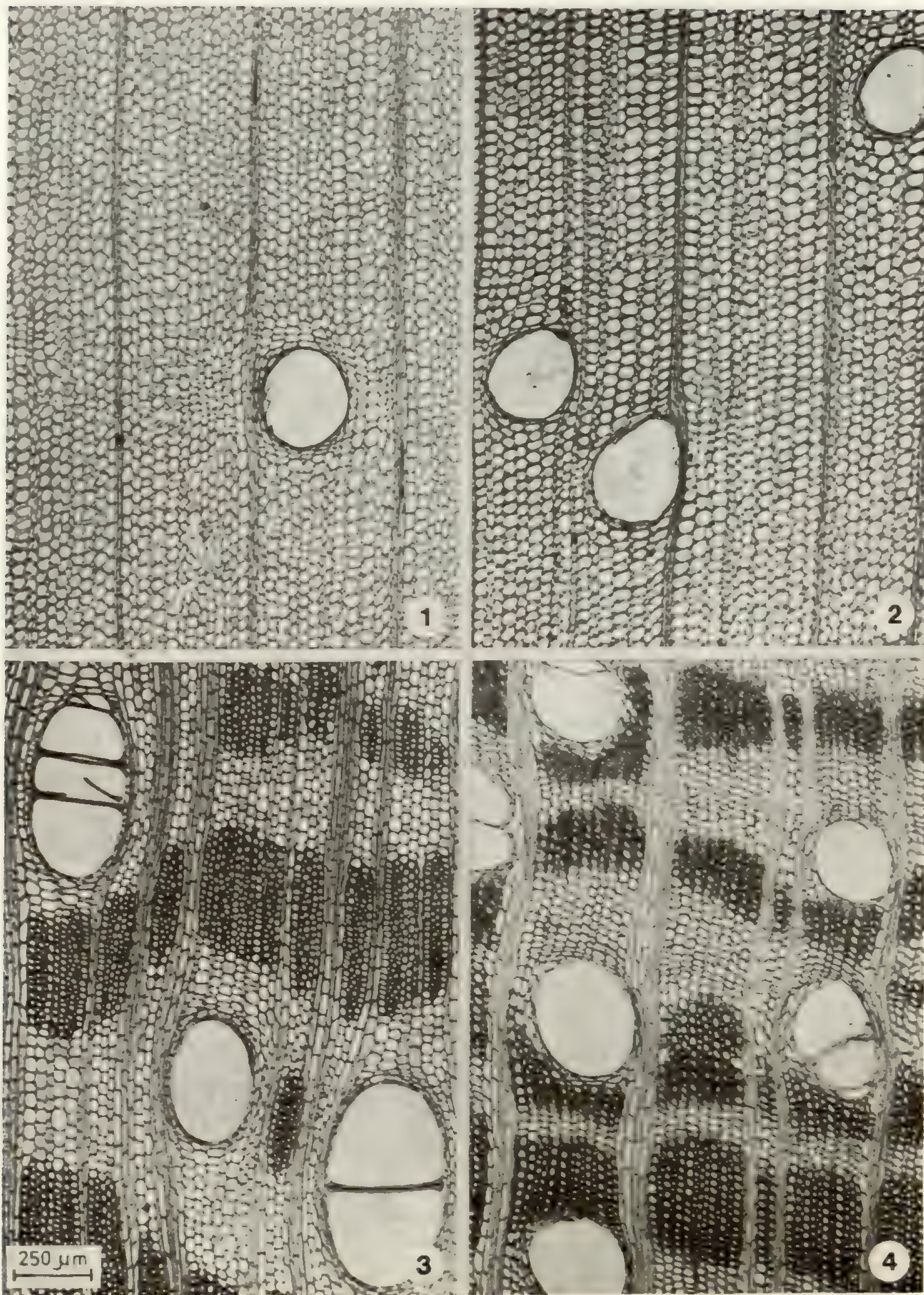
Using wood and leaf anatomical characters the genus *Poikilospermum* deviates in many characters from the other five genera of the *Cecropiaceæ*. From these data it is quite clear that *Poikilospermum* should be classified elsewhere in the *Urticales*. Chew Wee-Lek (1963) considered the genus as rather intermediate between the *Moraceæ* and the *Urticaceæ* : the vegetative parts are moraceous while the reproductive parts are urticaceous. He has classified the genus in the *Urticaceæ*. This idea is supported by the results obtained in this study, as can be seen from table 4. The proper place of *Poikilospermum* within the *Urticaceæ* remains doubtfull. As far as the anatomy of the *Urticaceæ* is studied here, *Poikilospermum* is almost similar in wood structure to the genus *Urera*.

The remaining five genera of the *Cecropiaceæ* are so homogeneous in wood and leaf anatomical characters that there is no reason to separate one of these genera from this group. The subdivision discribed by Renner (1907) based on the adaxial glands, is not at all supported by the results obtained in this study. Should this wood and leaf anatomical rather homogeneous group be included within the *Moraceæ* or should it be given family rank ? Engler (1889) included the tribe *Conocephaloideæ* in the *Moraceæ*. The tribe consisted of the following genera : *Conocephalus* (= *Poikilospermum*), *Musanga*, *Myrianthus*, *Coussapoa*, *Pourouma*, and *Cecropia*. Corner (1962) transferred this tribe to the *Urticaceæ*, based on the shape of the stigma, the small seed, and the small embryo. One character not studied by himself, i.e. the occurrence of latex-tubes at least in the primary bark, is moraceous. Latex-tubes are common in the secondary wood of most genera of the *Moraceæ* but scarce in a few species of *Cecropia*, and possibly present in *Pourouma* and *Coussapoa*. Latex-tubes were found to be absent from wood of *Musanga*, *Myrianthus*, *Poikilospermum*, and the *Urticaceæ*. In Berg's opinion (1978) the group of six genera (including *Poikilospermum*) constitute a very natural, coherent group, which merits a rank equal to that of the *Moraceæ* and the *Urticaceæ*. However, almost all characters discussed by him occur in either the *Cecropiaceæ* and the *Urticaceæ* or in the *Cecropiaceæ* and the *Moraceæ*. The group of five genera is very homogeneous in its anatomical characters. Bundle sheath extensions occur in this group and in the *Moraceæ* but never in the *Urticaceæ* (including *Poikilospermum*). Of the relevant wood characters the absence of druses and unlignified parts, the number of rays per mm, the composition of the rays, and the location of the fibre pits restricted to the radial walls, are shared by the *Cecropiaceæ s.s.* and the *Moraceæ*. There are neither leaf nor wood anatomical characters that occur exclusively in the *Urticaceæ* and *Cecropiaceæ*, and not in the *Moraceæ*. These results are supported by the students of the wood and the leaf anatomy of the family of the *Moraceæ*, S. M. C. Topper and A. Kloos (pers. comm.) respectively. As the *Cecropiaceæ s.s.* constitute a very homogeneous taxon and taking into account the fact that it has almost always been considered a natural group by taxonomists (with the exception of Chew Wee-Lek, 1963, see intro-

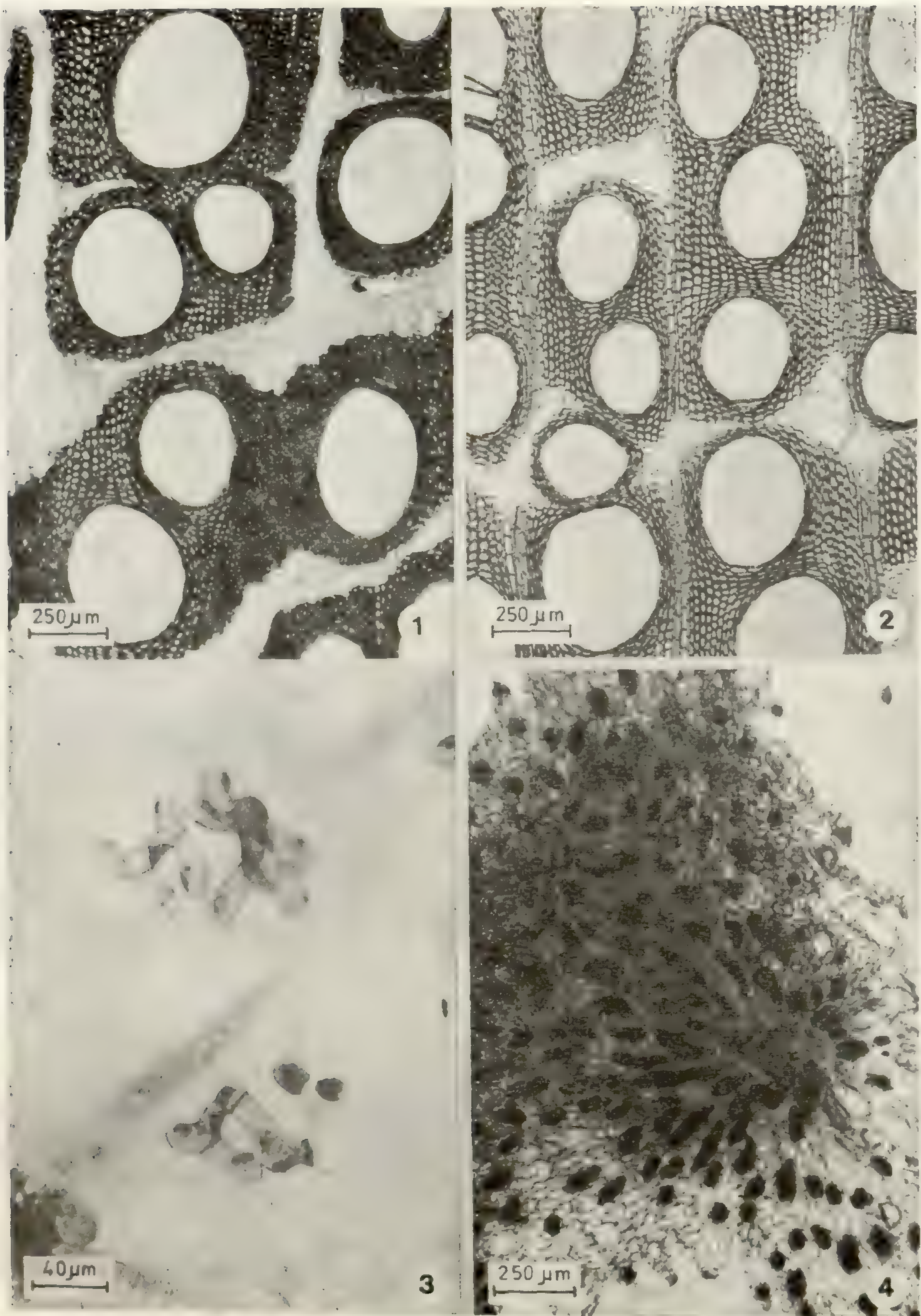
TABLE 6 : Some wood anatomical characters of the *Cecropiaceæ*.

	Av. number of vessels per cluster	Av. number of vessels per sq. mm	Av. tang. pore diam. (µm)	Av. vessel member length (µm)	Av. fibre diam. (µm)	Av. fibre length (µm)	Av. multiseriate ray height (µm)	Av. multiseriate ray width (cells)	Av. number of rays per mm	Paratr. par. distr.	Ray crystal type	Par. crystal type	Number of samples per species
CECROPIA													
C. burriada	3(4)	3	175	630	28	1 520	1 050	4	7	v, a	—	—	1
C. concolor	2(4)	3	155	505	50	1 100	890	3	7	v	—	—	1
C. garcia	3(5)	2	245	—	35	—	1 530	3	4	v, a	—	rh	1
C. obtusa	3(5)	3	170	500	45	2 000	1 370	4	5	v, a	rh	—	1
C. peltata	3(5)	2	200	565	30	1 440	1 010	3	5	v, a	rh	rh	1
C. riparia	2(5)	1	185	570	45	1 660	2 100	3	5	v, a	—	rh	1
C. sciadophylla	3(5)	2	260	620	30	1 780	1 380	4	4	v, a, c	rh	rh	10
C. telealba	3(4)	2	255	515	33	1 500	1 600	4	4	v, a	—	rh	1
COUSSAPOA													
C. angustifolia	2	3	295	565	25	1 800	960	3	4	a, c	—	rh	1
C. asperifolia	2	2	290	595	25	1 480	1 050	5	6	c, b	—	rh	2
C. batavorum	2	2	275	520	25	1 675	1 100	4	7	c, b	—	rh	1
C. contorta	2	5	220	320	20	1 100	665	4	5	c, b	—	rh	1
C. latifolia	2	2	300	475	20	1 760	1 080	5	6	c, b	—	rh	1
C. trinervia	2	1	250	550	20	1 370	1 080	4	7	b	—	rh	1
C. villosa	2	2	220	530	20	1 600	770	5	6	b	—	rh	1
MUSANGA													
M. cecropioides	2(4)	1	265	550	45	1 500	1 000	3	4	v	rh	rh	9
M. leo-erreræ	2(3)	2	210	460	35	1 170	920	4	3	v	rh	rh	1
MYRIANTHUS													
M. arboreus	3	3	225	500	25	1 550	1 350	7	6	b	rh	rh	5
M. holstii	3(5)	5	150	420	25	1 400	1 100	6	6	b	—	rh	3
M. libericus	3(5)	3	200	500	25	1 700	1 360	7	5	b	rh	rh	4
M. serratus	3(5)	4	140	450	25	1 110	1 050	5	5	b	—	rh	1
POIKILOSPERMUM													
P. naucleiflorum	2	5	260	325	25	660	comp.	5	2	v, unlign.	—	rh, dr	1
P. suaveolens	2	9	310	350	25	865	comp.	6	2	v, unlign.	—	rh, dr	2
POUROUMA													
P. acuminata	3(4)	5	170	615	25	1 310	990	4	6	a, c	—	rh	1
P. acutiflora	2(4)	3	195	530	25	1 445	820	3	8	a, c	rh	rh	1
P. apiculata	2(3)	3	250	600	25	1 510	875	4	4	v, a	—	—	1
P. aspera	2(4)	3	200	580	30	1 220	650	3	5	a, c	rh	rh	1
P. cecropiifolia	2	3	180	650	25	1 600	900	3	7	a, c	rh	rh	2
P. chocoana	2	6	175	475	20	940	745	3	6	a, c	—	rh	1
P. digitata	2(3)	2	190	500	25	1 280	950	3	6	a, c	rh	rh	2
P. guianensis	2-3	4	200	680	30	1 300	850	3	5	a, c	—	rh	4
P. hirsutipetrolata	2(4)	2	220	845	30	1 690	905	3	5	v, a	rh	rh	1
P. lævis	2(3)	2	240	580	35	1 475	1 020	3	7	v, a	rh	rh	1
P. maroniensis	2(3)	2	210	550	30	1 500	1 000	4	6	v	—	rh	2
P. melinonii	2(4)	3	210	620	30	1 600	700	3	5	v, a	—	rh	2
P. mollis	2(4)	2	225	610	30	1 550	990	3	5	v, a	—	—	1
P. ovata	2(3)	3	225	550	25	1 300	785	4	8	b	—	rh	1
P. substrigosa	2	3	215	600	25	1 420	720	4	5	a, c	rh	rh	1
P. triloba	2(3)	2	255	590	25	1 600	2 280	5	4	a, c	rh	rh	1

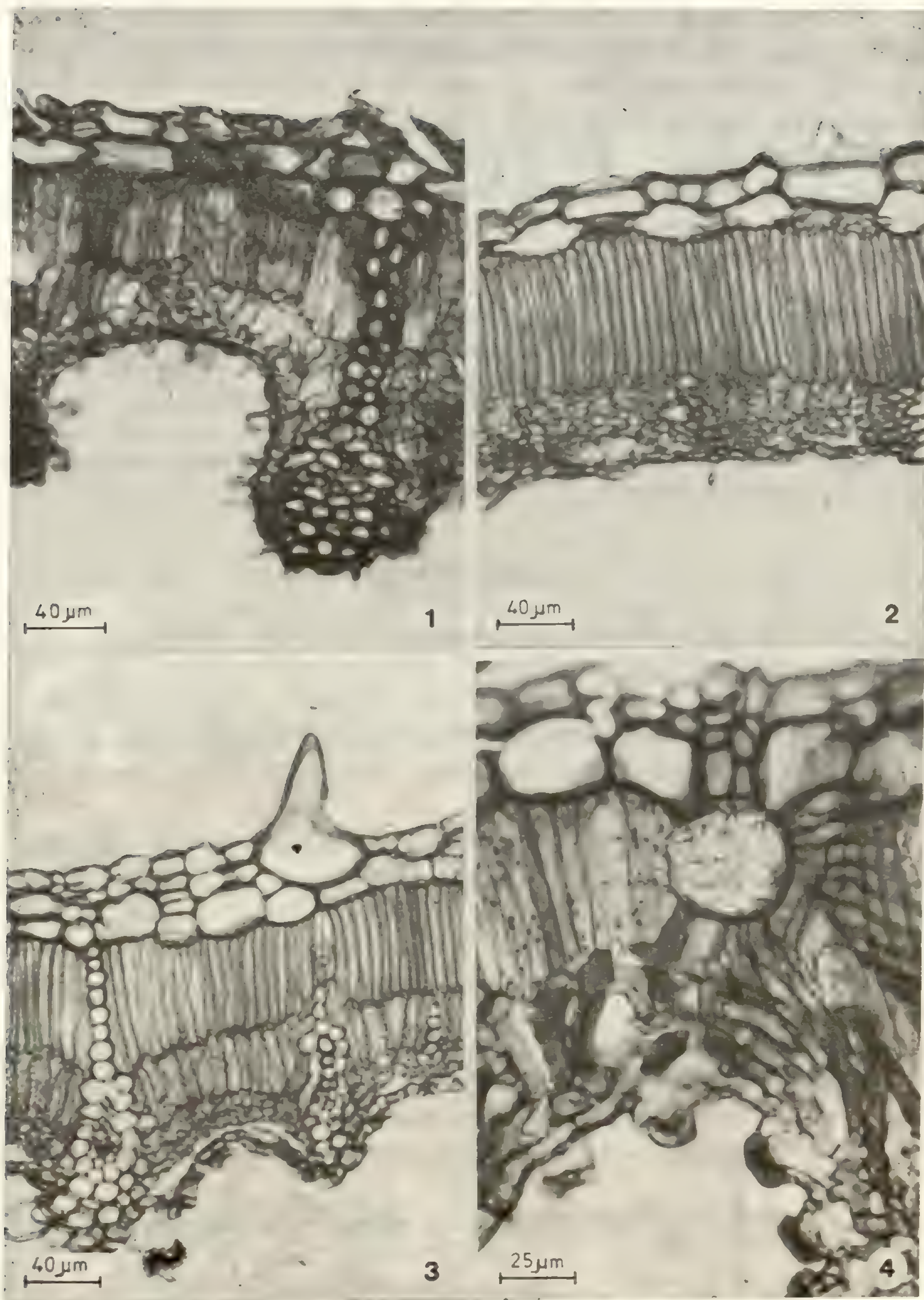
Legend : v = vasicentric ; a = aliform ; c = confluent ; b = banded ; unlign. = unlignified apotracheal parenchyma ; rh = rhombic crystals ; dr = druses ; comp. = vertically compounded.



Pl. 2. — **Cecropia sciadophylla** Mart. (*Maguire & al. 55577*) : **1**, T. S. of the wood. — **Musanga cecropioides** R. Br. (ex *MAD-SJRw 15799*) : **2**, T. S. of the wood. — **Coussapoa latifolia** Aubl. (*Lindeman & Heyde 78*) : **3**, T. S. of the wood. — **Myrianthus libericus** Rendle (ex *MADw 36781*) : **4**, T. S. of the wood.



Pl. 3. — **Poikilospermum naucleiflorum** Euse (*RTIw 1507/i22-H 1868-274*) : **1**, T. S. of the wood. — **Urera hypselodendron** (Horhst.) Wedd. (*Schlieben 1721*) : **2**, T. S. of the wood. — **Poikilospermum subtrinervium** (Miq.) Chew (*Mandi 25*) : **3**, glands on adaxial leaf surface. — **Poikilospermum amboinense** Zipp. ex Miq. (*van Leeuwen s.n.*) : **4**, Cystoliths around a hydathode on adaxial leaf surface.



Pl. 4. — **Myrianthus arboreus** Pal. Beauv. (*Beistel 428*) : **1**, T. S. of the lamina showing bundle sheath extension, prominent vein and papillated abaxial epidermal cells. — **Cecropia surinamensis** Miq. (*L.B.B. 12739*) : **2**, T. S. of the lamina showing epidermal cells with silicified outer walls. — **Cecropia latiloba** Miq. (*Prance & Berg P 17586*) : **3**, T. S. of the lamina showing conical papilla, intermediate layer and some arachnoid hairs. — **Pourouma lævis** Benth. (*Boschwezen 4010*) : **4**, T. S. of the lamina showing a large druse.

duction), it seems justified to place this taxon in the *Moraceæ* based on the characters studied here. After the students of the leaf and wood anatomy of the *Moraceæ*, mentioned before, have finished their research it might be possible to establish their taxonomic position among other taxa of this family. Finally these conclusions should be incorporated in a re-investigation of the (flower) characteristics used by Berg (1978) to separate the *Cecropiaceæ* from the *Moraceæ*. A phylogenetic approach of this taxon has not been carried out. This requires a profound anatomical investigation of all related taxa, which will be done by Topper (in prep.) and Kloos (in prep.).

Acknowledgements : C. C. Berg and E. G. B. Kieft are gratefully acknowledged for the fast identification of various herbarium vouchers. The discussions with S. M. C. Topper and A. Kloos concerning the data sets of our and their material, and more in general the value of wood and leaf anatomical characters in taxonomy were very helpful. Thanks are due to Dr. P. Baas and A. M. W. Mennega for their advises especially concerning the leaf anatomy. Prof. Dr. E. Hennipman critically read the manuscript. The english version was corrected by Miss L. Cobb. Finally we are grateful to H. Rypkema for preparing the figures and plates and to H. Elsendoorn for his technical assistance in preparing the photographs.

REFERENCES

Bailey, I. W., 1922. — Notes on neotropical ant-plants I. Cecropia angulata sp. nov. *Bot. Gazette* 74 : 369-391.

Berg, C. C., 1978. — Cecropiaceæ a new family of the Urticales. *Taxon* 27 : 39-44.

Berg, C. C., 1980. — Moraceæ, in Stoffers. *Flora of the Netherlands Antilles* 2 : 111-120.

Berg, C. C., 1981. — An exceptional new species of Cecropia (Moraceæ) from Equador. *Nord. J. Bot.* 1 : 485-487.

Burger, W. C., 1977. — Flora Costaricensis. Moraceæ. *Fieldiana Bot.* 40 : 94-215.

Chew Wee-Lek, 1963. — A revision of the genus Poikilospermum. *Gard. Bull. Singapore* 20 : 1-104.

Corner, E. J. H., 1962. — The classification of Moraceæ. *Gard. Bull. Singapore* 19 : 187-252.

Engler, G. H. A., 1889. — Ulmaceæ-Moraceæ-Urticaceæ, *in* Engler & Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3 : 59-118.

Gangadhara, M. & Inamdar, J. A., 1977. — Trichomes and stomata, and their taxonomic significance in the Urticales. *Plant Syst. Evol.* 127 : 121-137.

I.A.W.A., 1964. — *Multilingual glossary of terms used in wood anatomy.* Konkordia, Winterthur.

Janzen, D. H., 1973. — Dissolution of mutualism between Cecropia and its Azteca ants. *Biotropica* 5 : 15-28.

Kribs, D. A., 1935. — Salient lines of structural specialisation in the wood rays of dicotyledons. *Bot. Gazette* 96 : 547-557.

Metcalfe, C. R. & Chalk, L., 1950. — *Anatomy of the dicotyledons* II. Clarendon Press, Oxford.

Metcalfe, C. R. & Chalk, L., 1979. — *Anatomy of the dicotyledons.* Sec. Edit. I. Clarendon Press, Oxford.

Meyen, F. J. F., 1837. — *Secretionsorgane der Pflanzen.* Berlin.

Oever, L., van den Baas, P. & Zandee, M., 1981. — Comparative wood anatomy of Symplocos and latitude and altitude of provenance. *I.A.W.A. Bull.* 2 (1) : 3-24.

Renner, O., 1907. — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephaleen, insbesondere der Gattung Ficus. *Bot. Jahrb.* 39 : 319-448.

RICHTER, A., 1898. — Über die Blattstruktur der Gattung Cecropia, insbesondere einiger bisher unbekannter Imbauba-Bäume des tropischen Amerika. *Bibl. Bot.* 43 : 1-25.

RICKSON, F. R., 1971. — Glycogen plastids in Müllerian body cells of Cecropia peltata. A higher green plant. *Science* 173 : 344-347.

RICKSON, F. R., 1976. — Anatomical development of the leaf trichilium and Müllerian bodies of Cecropia peltata L. *Amer. J. Bot.* 63 (9) : 1266-1271.

RUITER, G. DE, 1976. — Revision of the genera Myrianthus and Musanga (Moraceæ). *Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 46 (3/4) : 471-510.

SCHIMPER, A. F. W., 1888. — *Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika.* Jena.

SOLEREDER, H., 1899. — *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*, Stuttgart.

SOLEREDER, H., 1908. — *Systematische Anatomie der Dicotyledonen (Ergänzungsband)*, Stuttgart.

STERN, W. L., 1978. — Index xylariorum. Institutional wood collections of the world. 2. *Taxon* 22 : 233-269.

WELLE, B. J. H. TER & KOEK-NOORMAN, J., 1981. — Wood anatomy of the neotropical Melastomataceæ. *Blumea* 27 : 335-394.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia,* nº 2 : 179-188.

Arguments en faveur de l'origine anthropique des savanes littorales de Côte d'Ivoire

L. Aké Assi & G. Paradis

Résumé : Les formations végétales littorales (forêts, fourrés, savanes herbeuses) entre Abidjan et Grand Bassam sont décrites. L'origine des savanes herbeuses est discutée. L'action humaine (actuelle, récente et passée) paraît suffisante pour expliquer la présence de ces savanes, formées aux dépens d'une forêt périodiquement inondée dans les dépressions, et aux dépens d'une forêt non inondée sur le haut des anciens cordons.

Summary : The littoral formations (forests, thickets, grass savannas) between Abidjan and Great Bassam are described. The origin of the grass savannas is discussed. The human activity (present, recent and former) seems sufficient to explain the presence of these savannas, formed in the place of a seasonaly swamp forest in the depressions, and in the place of a non inundated forest on the highest areas of the former off-shore bars.

Laurent Aké Assi, Centre National de Floristique, 04 B.P. 322, Abidjan 04, Côte d'Ivoire.
Guilhan Paradis, École Normale Supérieure, 08 B.P. 10, Abidjan 08, Côte d'Ivoire.

Des savanes herbeuses existent sur les sables marins littoraux de la Côte d'Ivoire, entre l'aéroport d'Abidjan à l'Ouest et la Comoé à Grand Bassam à l'Est. Appelées « savanes basses » (Hédin, 1934) « savanes littorales » (Mangenot, 1955) ou « savanes côtières » (Adjanohoun, 1962), elles sont floristiquement différentes des savanes « lagunaires » ou « prélagunaires », situées sur les sables rouges d'âge néogène ou quaternaire ancien (Adjanohoun, 1962 ; Miège, 1966).

Les savanes littorales posent le problème de leur origine. Elles ont été considérées comme anthropo-édaphiques (Jacques-Félix, 1949) ou comme édaphiques (Guillaumet & Adjanohoun, 1971), tandis qu'au Bénin, des savanes similaires décrites par Adjanohoun (1965) et Guinko (1974) ont été considérées comme anthropiques (Paradis, 1975).

Nous avons repris l'étude des formations végétales situées au Nord-Ouest de Grand-Bassam, en particulier les savanes de Moossou, dont l'inventaire floristique a déjà été effectué (Adjanohoun, 1962, 1965). Le but de notre note est de montrer que ces savanes littorales de Côte d'Ivoire ont bien aussi une origine anthropique.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE DU MILIEU

La photographie aérienne (fig. 1) et son interprétation schématique (fig. 2) montrent, entre les deux lignes blanches tracées sur la photo, un grand nombre d'anciens cordons

marins littoraux holocènes, de faible largeur (bandes claires sur la photo) et entre eux des dépressions (bandes plus sombres). C'est là que se localise la zone des savanes côtières. On verra que, suivant la topographie, celles-ci sont de deux types principaux : un groupement sur les cordons les plus hauts et un groupement dans les dépressions. Ces dernières sont inondées, par remontée de la nappe phréatique, de juin à décembre ; les cordons les moins élevés le sont aussi, mais durant une période plus courte. En plus des savanes, des forêts périodiquement inondées peuplent, par place, ces dépressions.

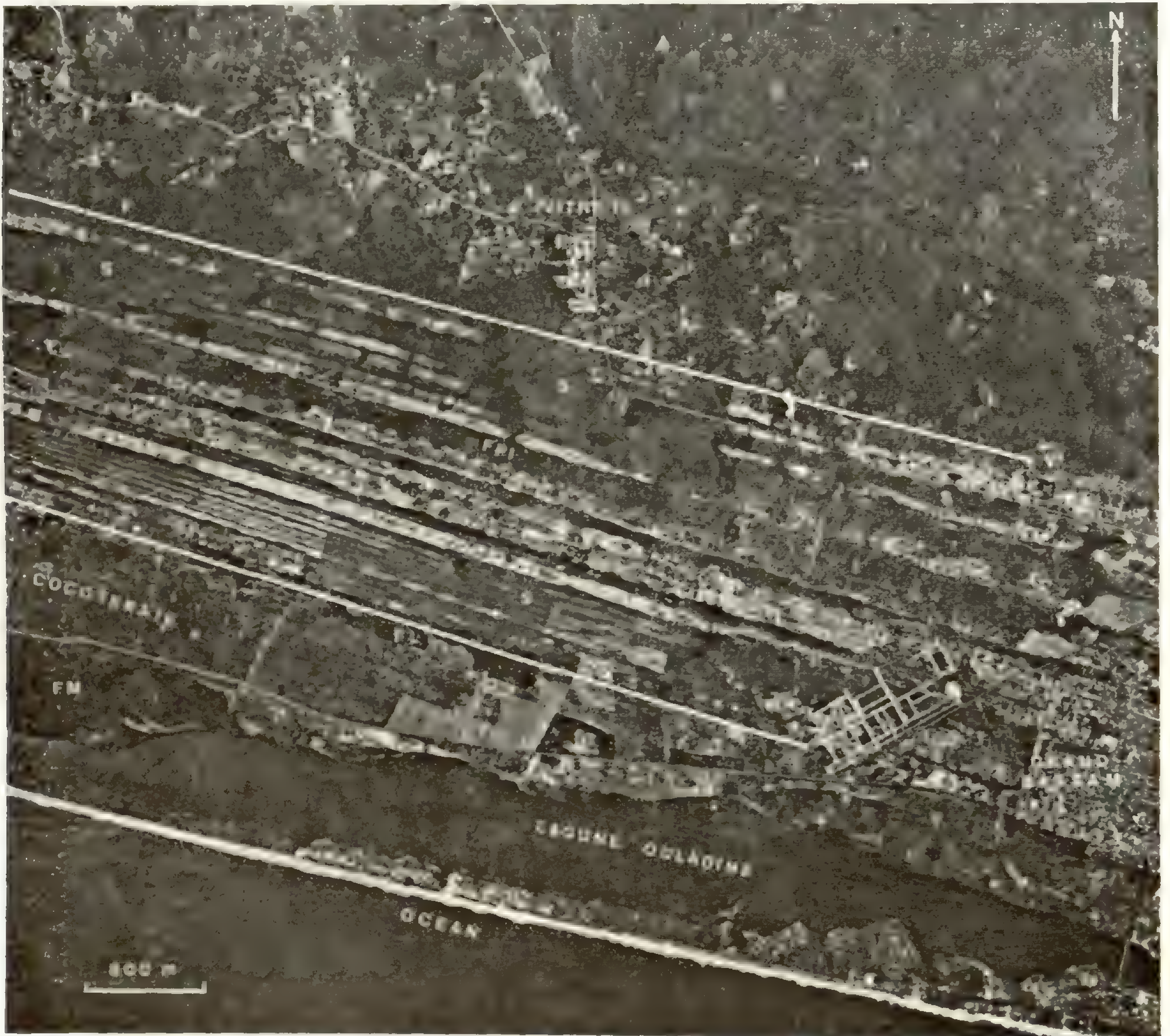


Fig. 1. — Photographie aérienne de la partie littorale à l'ouest de Grand Bassam : la zone comprise entre les deux lignes blanches correspond aux anciens cordons et dépressions littoraux avec les savanes côtières. (F : forêt non inondée ; FL : forêt littorale sur sable des cordons ; FM : forêt marécageuse sur argile tourbeuse de la terrasse de bordure de la lagune Ouladine ; FPI : forêt périodiquement inondée des dépressions ; S : savanes côtières des dépressions).

Au nord de la zone des savanes littorales, du sable argileux jaune, préholocène et d'origine continentale, forme un « bas-plateau », de 8 à 15 m d'altitude (Tastet, 1979). Il porte diverses formations : forêt non inondée, du type de la forêt du Banco (c'est-à-dire

psammo-hygrophile), cultures (maïs, manioc), plantations (cocotiers, palmiers à huile), jachères à divers stades.

Au sud de la zone des savanes côtières, du sable marin littoral, holocène récent, topographiquement plus élevé que celui des anciens cordons, et constituant une bande large de près d'1 km, est planté de cocotiers. Il y subsiste cependant de petits lambeaux d'une forêt littorale.



Fig. 2. — Carte schématique de la végétation d'après la photographie de la figure 1 : 1 : forêt non inondée sur sable argileux ocre préholocène ; 2 : cocoteraies, cultures, jachères substituées à 1 ; 3 : forêt périodiquement inondée des dépressions entre les anciens cordons ; 4 : savanes côtières herbeuses des dépressions substituées à 3 ; 5 : forêt littorale sur cordon ; 6 : savanes côtières herbeuses sur les parties hautes des anciens cordons, substituées à 5 ; 7 : forêt marécageuse sur argile tourbeuse de la terrasse de bordure de la lagune Ouladine ; 8 : cultures et jachères substituées à 7 ; 9 : mangrove à *Rhizophora racemosa* ; 10 : cocoteraies sur les sables littoraux ; 11 : eau libre ; 12 : limite nord de la terrasse de bordure de la lagune Ouladine.

Méridionalement par rapport à la bande sableuse, une terrasse argilo-tourbeuse borde la lagune Ouladine. Elle est occupée par une forêt marécageuse, progressivement remplacée par des cultures maraîchères. Une mangrove à *Rhizophora* colonise les berges de la lagune, tandis que le sable, compris entre celle-ci et l'océan, est planté de cocotiers, avec de rares restes de fourré et de pelouse littoraux, entre les villages de Gamblé et Azuretti.

LES FORMATIONS VÉGÉTALES DE LA ZONE DES SAVANES COTIÈRES

A. FORMATIONS DES PARTIES BASSES ENTRE LES CORDONS LES PLUS HAUTS

1. Forêts périodiquement inondées

L'extension de cette forêt se voit sur la figure 2. Elle est très secondarisée et comprend trois strates principales :

— Une strate de petits arbres, de 10 à 20 m, est constituée des espèces suivantes [1] : *Anthocleista vogelii, Anthostema aubryanum, Cathormion altissimum, Cleistopholis patens, Ficus congensis, Gardenia imperialis, Martretia quadricornis, Mitragyna ciliata, Parkia bicolor, Symphonia globulifera, Syzygium owariense, Xylopia rubescens.* En beaucoup d'endroits abondent des individus de *Raphia hookeri.* (Trois espèces habituellement communes dans ce type de forêt n'ont pas été retrouvées : *Haplormosia monophylla, Rhaptopetalum beguei* Mangenot, *Uapaca heudelotii*).

— Une strate arbustive, mal définie (de 3 à 8 m de hauteur), est constituée des espèces suivantes : *Alchornea cordifolia, Chrysobalanus ellipticus, Cuviera macroura, Ficus ovata, Gærtnera paniculata, Harungana madagascariensis, Macaranga heudelotii, Mitragyna ciliata, Ostryocarpus riparius, Psychotria guineensis, Raphia palma-pinus, Tarenna eketensis, Uapaca paludosa.*

— Une strate basse est formée d'arbrisseaux, de lianes de faible hauteur et d'herbes : *Aframomum elliotii, Baphia nitida, Combretum dolichopetalum, Crinum jagus, Cyclosorus striatus, Cyrtosperma senegalense, Dalbergia altissima* Baker f., *Dioscorea minutiflora, Heisteria parvifolia, Hypolytrum purpurascens, Isonema smeathmannii, Lygodium microphyllum, Nephrolepis biserrata, Sabicea africana, Tetracera alnifolia.*

La litière de cette forêt est très épaisse : 10 à 30 cm de feuilles mortes.

2. Savanes herbeuses

En pleine végétation, les graminées atteignent 150 cm. Les espèces dominantes sont : *Mesanthemum radicans, Axonopus flexuosus, Anadelphia trispiculata, Rhytachne rottbœllioides, Fuirena umbellata, Rhynchospora holoschœnoides.* Dans les parties hautes des dépressions, il s'y ajoute : *Anadelphia afzeliana, Schizachyrium sanguineum, Rhynchospora rubra* subsp. *africana.* Dans les points les plus bas abondent des touffes de *Loudetia phragmitoides.*

De nombreuses autres espèces s'ajoutent à celles déjà citées, mais en moindre quantité : *Ammannia auriculata, Aniseia martinicensis, Bacopa crenata, Borreria verticillata, Buchnera leptostachya, Burmannia liberica, Cyperus haspan, Drosera indica, Eleocharis complanata, Enydra fluctuans, Eriosema glomeratum, Eulophia caricifolia, Ilysanthes gracilis, Ipomœa setifera, Jussiæa erecta, J. linifolia, Liparis guineensis, Lycopodium affine, Neurotheca*

1. La terminologie des espèces suit Hutchinson & al. (1954-1972) sauf pour quelques unes dont l'origine patronymique est précisée.

lœselioides, *Panicum parvifolium*, *Paspalum orbiculare*, *Pentodon pentandrus*, *Pycreus polystachyos*, *Rhynchospora brevirostris*, *R. corymbosa*, *R. perrieri*, *R. rugosa*, *Sauvagesia erecta*, *Scleria hirtella*, *Setaria anceps*, *Torenia thouarsii*, *Virectaria multiflora*, *Xyris anceps*, *X. capensis*, *X. decipiens*.

Des mares, d'origine anthropique, accidentent ces savanes, en bordure des chemins. Elles présentent : *Eleocharis fistulosa*, *E. naumanniana*, *Floscopa aquatica*, *Hydrolea glabra*, *Nymphæa micrantha*, *Leersia hexandra*, *Utricularia gibba* var. *exoleta*, *U. spiralis* var. *tortilis*.

3. Fourrés

Des fossés, des trous sont occupés par une végétation arbustive dense : un fourré, formé d'arbustes de moins de 5 m et de quelques herbes et forbes. Les arbustes comprennent : *Alchornea cordifolia*, *Chrysobalanus ellipticus*, *Clappertonia ficifolia*, *Dissotis cornifolia*, *Ficus congensis*, *F. vogelii*, *Gærtnera paniculata*, *Mitragyna ciliata*, *Sabicea africana*, *Tetracera alnifolia*. Les herbes et forbes sont celles des points les plus bas des savanes, avec surtout : *Loudetia phragmitoides*, *Mesanthemum radicans*, *Rhytachne rottbœllioides*, *Eulophia caricifolia*.

En bordure de la forêt périodiquement inondée, un fourré est constitué des mêmes arbustes, mais il comprend en plus un plus grand nombre de forbes, dont : *Tristemma hirtum*, *Pteridium aquilinum*, *Selaginella myosurus*.

B. FORMATIONS DES CORDONS LES PLUS HAUTS

Ces parties hautes des cordons ne sont pas inondées lors de la remontée de la nappe phréatique. Elles portent des bosquets et des savanes herbeuses.

1. Bosquets

Ils ne comprennent que quelques arbres de plus de 10 m : *Syzygium guineense* var. *littorale*, *Cassipourea barteri*, de rares *Sacoglottis gabonensis* (dont un de plus de 15 m a été rencontré) et sur les pentes des cordons faisant la transition avec les dépressions, des *Chrysobalanus ellipticus*. La plupart des individus sont arbustifs (moins de 6 m) et, en plus des espèces précédentes, on trouve : *Afzelia bella* var. *gracilior*, *Alchornea cordifolia*, *Anacardium occidentale*, *Ancistrocladus barteri*, *Baphia nitida*, *Chrysobalanus orbicularis*, *Dalbergia setifera*, *Daniellia thurifera*, *Elæis guineensis*, *Leptoderris miegei* Aké Assi & Mangenot, *Manotes longiflora*, *Napoleona vogelii*, *Newbouldia lævis*, *Ochna multiflora*, *Ouratea glaberrima*, *Psychotria guineensis*, *Rauvolfia vomitoria*, *Strophanthus hispidus*, *Vitex doniana*, *Vitex grandifolia*, *Xylopia æthiopica*. Quelques lianes se mêlent aux arbustes : *Flagellaria guineensis*, *Isonema smeathmannii*, *Tiliacora dinklagei*.

2. Savanes herbeuses

Trois graminées dominent, atteignant 120 cm, mais laissant du sol nu entre leurs touffes : *Anadelphia afzeliana*, *Ctenium newtonii* et *Schizachyrium sanguineum*. D'autres

espèces se rencontrent entre les touffes. Les plus nombreuses sont : *Andropogon canaliculatus*, *A. tectorum*, *Borreria verticillata*, *Brachiaria distichophylla*, *Bulbostylis pilosa*, *Cassia mimosoides*, *Cenchrus biflorus*, *Crotalaria retusa*, *Cyperus tenax*, *Desmodium ramosissimum*, *D. triflorum*, *Digitaria horizontalis*, *D. longiflora*, *Dissotis rotundifolia*, *Eragrostis domingensis*, *Eupatorium odoratum*, *Fimbristylis ferruginea*, *F. hispidula*, *Hibiscus asper*, *Ipomœa involucrata*, *I. mauritiana*, *Kyllinga erecta* var. *africana*, *Lindernia diffusa*, *Merremia tridentata* subsp. *angustifolia*, *Oldenlandia corymbosa*, *O. herbacea*, *O. lancifolia*, *Phyllanthus pentandrus*, *Polygala arenaria*, *Rhynchelytrum repens*, *Schwenckia americana*, *Sporobolus pyramidalis*, *Stylosanthes erecta*, *Triumfetta rhomboidea*, *Waltheria indica*, *Zornia latifolia*.

DISCUSSION : ORIGINE DES SAVANES LITTORALES DE MOOSSOU

Avant d'affirmer que ces savanes sont d'origine anthropique, il faut éliminer les hypothèses paléoclimatique et édaphique.

A. HYPOTHÈSE D'UNE ORIGINE PALÉOCLIMATIQUE

Il ne fait pas de doute que le substrat sableux correspond à d'anciens cordons littoraux. Pomel (1979) et Tastet (1979) estiment qu'ils ont été mis en place après le maximum de la transgression holocène. En comparant avec la Mauritanie et le Sénégal, ce maximum (dit Nouakchottien) date d'environ 5000 B.P. (soit 3500 av. J.-C.). Les cordons sont plus jeunes, mais pour la Côte d'Ivoire aucune datation au C 14 n'a pu encore préciser leur chronologie.

Ces cordons n'ont aucun rapport avec la glaciation du Würm récent, contemporaine pour l'Afrique de l'Ouest de la régression dite Ogolienne (15 000-12 000 B.P. environ) et d'une forte période sèche (Interpluvial). Les savanes de Moossou, installées sur ces cordons, n'ont donc pu les occuper lors de cette période, qui a provoqué des contractions forestières (Guillaumet, 1967).

A une époque peu ancienne (3000 à 2300 av. J.-C. environ), s'est produite une phase éolienne sèche dans le sud-est du Ghana (Talbot, 1981). Elle a entraîné la formation d'une dune de bord de mer et le recouvrement des plaines d'Accra par un manteau éolien d'1 m d'épaisseur. Dans le sud de la Côte d'Ivoire, jusqu'à présent, aucune phase éolienne n'a pu être mise en évidence. Comme actuellement les pluviométries du Sud ivoirien (2000 mm) et d'Accra (700 mm) sont sans commune mesure, on ne peut admettre qu'une période sèche ait eu des effets identiques dans ces deux régions. Aussi, dans l'état actuel de nos connaissances, l'hypothèse d'une origine paléoclimatique ne peut être fondée sur aucun fait.

B. HYPOTHÈSE D'UNE ORIGINE ÉDAPHIQUE

Les sols de cette région sont bien connus (Roose & Chéroux, 1966 ; Perraud, 1971). Les dépressions naturelles entre les cordons ont des sols humides à gley ou speudo-gley.

Les parties hautes des cordons, non inondées, ont des podzols et des pseudo-podzols de nappe. Ces différents sols ont leur évolution déterminée par les fluctuations saisonnières de la nappe phréatique : très basse de janvier à mai, très haute (et inondant les dépressions) de juillet à décembre.

Tous ces sols sont très pauvres chimiquement. La seule différence entre ceux sous forêt et ceux sous savane est une plus forte teneur en matière organique pour les premiers. Mais cela ne permet pas de conclure à un déterminisme édaphique pour la localisation des savanes. En effet, dans la même position topographique, c'est-à-dire dans les mêmes conditions hydrologiques, se trouvent côte à côte :

— Dans les dépressions naturelles : forêts périodiquement inondées et savanes herbeuses à *Mesanthemum* (et fourrés à *Ficus congensis* dans les fossés légèrement plus bas).

— Sur les sables non inondés des hauts de cordons : bosquets à *Syzygium guineense*, *Cassipourea barteri* et savanes herbeuses à *Ctenium newtonii.*

La moindre teneur en matière organique des sols sous savane est une conséquence de l'action du feu annuel. Aussi l'hypothèse d'un déterminisme édaphique des savanes de Moossou ne peut être retenue.

C. ORIGINE ANTHROPIQUE

Dans ce cas précis, l'action de l'homme est la cause principale de la savanisation. Cette conclusion s'appuie sur l'observation des pratiques actuelles et récentes de la population de la région et sur la présence de restes de formations végétales arborées.

1. Pratiques actuelles

Les arbres et arbustes subissent des dommages rapides et importants pour le bois de chauffage de la nourriture, la construction des cases, l'élaboration des clôtures (par l'abattage de fûts droits et de belles branches) et la nourriture du bétail (par la récolte de feuilles de diverses espèces et de jeunes branches). Dans les savanes, les feux sont pratiqués à plusieurs reprises en saison sèche. Les nouvelles repousses sont pâturées par un bétail assez peu dense. Mais le feu abîme, sur le sable non inondé, la périphérie des bosquets, qui ainsi subissent une diminution de leur superficie. Dans les dépressions, le feu brûle et mutile les arbres des lisières de la forêt périodiquement inondée. C'est quand se succèdent plusieurs années à pluviométrie inférieure à la moyenne que les feux de saison sèche ont l'effet le plus drastique sur les lisières forestières. Les herbes en provenance des savanes voisines progressent sur l'emplacement brûlé, en particulier des Cypéracées et *Mesanthemum radicans.* Dans les parties un peu plus profondes (dont les trous et fossés) s'installent des fourrés (à *Clappertonia, Sabicea, Dissotis cornifolia,* ...).

Des cultures sur billons (tomates, piments) sont établies, après le feu, en bordure des forêts périodiquement inondées. Au bout de trois ans, le sol est totalement épuisé, et la culture est abandonnée et poursuivie ailleurs. La savane à *Mesanthemum* envahit les anciens billons, que l'inondation annuelle finit par estomper (mais qui sont encore visibles en beaucoup de points des savanes).

2. Pratiques récentes

Aux activités décrites, s'est ajoutée dans un passé récent la quasi-éradication de la forêt littorale à *Sacoglottis* pour l'implantation de cocotiers, depuis Port-Bouet jusqu'à Grand-Bassam. Cela s'est produit de 1955 à 1960. De même, l'un de nous (L.A.A.) a assisté entre 1950 et 1965 à la destruction presque totale de certaines espèces de la forêt périodiquement inondée : *Symphonia globulifera*, *Uapaca heudelotii*, *U. paludosa*, *Mitragyna ciliata*. Leurs troncs droits et jeunes étaient utilisés dans la construction et les troncs épais et âgés pour le bois de chauffage. Cette forte destruction a laissé un nombre insuffisant de porte-graines : la recolonisation des bordures forestières incendiées n'a pu s'effectuer et ce sont des fourrés ou des savanes herbeuses qui s'y sont installés. A l'intérieur de la forêt périodiquement inondée, les vides laissés par les espèces abattues ont été le plus souvent comblés par *Raphia hookeri*, *Ficus congensis* et divers lianes et arbustes.

3. Pratiques anciennes

La Basse Côte d'Ivoire possède d'abondants vestiges de métallurgie du fer (Tournier, 1953) et de nombreux amas coquilliers (Mauny, 1972 ; Polet, 1981) qui prouvent dans le passé une occupation humaine dense. Des défrichements datant du xvii^e^ siècle ont été mis en évidence plus à l'Est par le recueil des traditions orales (Diabaté, comm. verbale) [1]. Des extractions de sel par ébullition de l'eau de mer sont aussi signalées au xvii^e^ siècle (Roussier, 1935), et l'on sait qu'elles sont de grosses consommatrices de bois (Paradis, 1980). Ces quelques faits suggèrent que la destruction des forêts des anciens cordons littoraux a dû commencer à une époque déjà lointaine. [2]

CONCLUSION

Les savanes littorales ne nous semblent pas contemporaines du dépôt de leur substrat : ce ne sont pas des savanes originelles. Elles sont postérieures, installées à la place d'une végétation forestière : ce sont des savanes de substitution d'origine anthropique. L'action humaine actuelle provoque leur extension aux dépens des lambeaux de forêts subsistantes.

Sur les parties hautes, non inondées, des anciens cordons, c'est une forêt littorale (dominée par *Sacoglottis gabonensis*) qui a été à peu près totalement éradiquée. S'y sont substitués des bosquets formés d'espèces déjà présentes dans la forêt (en particulier *Syzygium guineense*, *Cassipourea barteri*, et sur les pentes des cordons, *Chrysobalanus ellipticus*) et des savanes herbeuses à *Ctenium newtonii* et *Anadelphia afzeliana*.

Dans les dépressions naturelles et sur les cordons les moins hauts, une forêt périodiquement inondée (dominée par *Symphonia globulifera*, *Uapaca spp.*, ...) a été remplacée

1. Nous remercions Madame H. Diabaté de cette information. Les défrichements signalés se sont produits près d'Adiaké.

2. Un charbon, associé à des poteries et recueilli par l'un de nous (G.P.) à 30 cm de profondeur dans le sable des savanes herbeuses, a été daté de 1240 ± 120 B.P., soit 710 ap. J.-C. environ (Ly-2674). Cette date confirme une occupation ancienne du milieu.

aux points les plus bas par des fourrés (à *Clappertonia ficifolia, Dissotis cornifolia, Ficus congensis*) et dans les autres positions topographiques par des savanes herbeuses à *Mesanthemum radicans* et *Anadelphia trispiculata*. La forêt périodiquement inondée subsiste encore aujourd'hui sur des superficies assez étendues, mais à l'état très secondarisé. Cette forêt est actuellement surtout localisée aux endroits profonds où l'eau reste le plus longtemps en saison sèche, car, dans ces lieux les plus humides, l'action de l'homme, malaisée, est la moins intense.

BIBLIOGRAPHIE

Adjanohoun, E., 1962. — Étude phytosociologique des savanes de basse Côte d'Ivoire (savanes lagunaires). *Vegetatio* 11 (1-2) : 1-38.

Adjanohoun, E., 1965. — Comparaison entre les savanes côtières de Côte d'Ivoire et du Dahomey. *Ann. Univ. Abidjan, Sciences* 1 : 1-20.

Guillaumet, J.-L., 1967. — Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). *Mém. O.R.S.T.O.M.* 20, 247 p., 30 ph.

Guillaumet, J.-L. & Adjanohoun, E., 1971. — La végétation de la Côte d'Ivoire *in* Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. *Mém. O.R.S.T.O.M.* 50 : 157-263.

Guinko, S., 1974. — *Contribution à l'étude écologique des savanes marécageuses du Bas-Dahomey.* Thèse 3e cycle, Fac. Sc. Abidjan, 142 p., 60 phot.

Hédin, L., 1934. — Observations botaniques et agricoles sur les savanes de Bingerville et Grand Bassam (Côte d'Ivoire). *La Terre et la vie* 4 : 345-354.

Hutchinson, J., Dalziel, J. M., Keay, R. W. J., & Hepper, F. N., 1954-1972. — *Flora of West Tropical Africa*, 2 ed., 3 vol., London.

Jacques-Félix, H., 1949. — A propos des savanes côtières de l'Ouest africain. Conf. afric. des sols, Goma, 1948. *Bull. Agr. Congo belge* 40 (1) : 733-734.

Mangenot, G., 1955. — Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Études éburnéennes* 4 : 5-61.

Mauny, R., 1972. — Contribution à la connaissance de l'archéologie préhistorique et protohistorique ivoiriennes. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. I, 1 : 11-32.

Miège, J., 1966. — Observations sur les fluctuations des limites savanes-forêts en basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sc. Dakar* 19 : 149-166.

Paradis, G., 1975. — Observation sur les forêts marécageuses du Bas-Dahomey : localisation, principaux types, évolution au cours du Quaternaire récent. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, 8 (1) : 281-315.

Paradis, G., 1980. — Un cas particulier de zones dénudées dans les mangroves d'Afrique de l'Ouest : celles dues à l'extraction de sel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., B, 3 : 227-261.

Perraud, A., 1971. — Les sols *in* Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. *Mém. O.R.S.T.O.M.* 50 : 265-391.

Polet, J., 1981. — Archéologie d'une région lagunaire : le pays éothilé. *Recherche, pédagogie et culture* 55 (9) : 47-51.

Pomel, R., 1979. — *Géographie physique de la Basse Côte d'Ivoire.* Thèse de 3e cycle, Univ. Caen, U.E.R. Sc. de la Terre, 625 p.

Roose, E. & Chéroux, M., 1966. — Les sols du bassin sédimentaire de Côte d'Ivoire, *Cah. O.R.S.T.O.M.*, Pédologie, 4 (2) : 51-92.

Roussier, P., 1935. — « *L'établissement d'Issiny, 1687-1702* », « *Voyages de Ducasse, Tibierge et d'Amon à la Côte de Guinée* », *publiés pour la première fois et suivis de la relation du voyage au royaume d'Issiny du P. Godefroy-Loyer*, Paris.

Talbot, M. R., 1981. — Holocene changes in tropical wind intensity and rainfall : evidence from south-east Ghana. *Quaternary Research* 16 (2) : 201-220.

Tastet, J.-P., 1979. — *Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du Golfe de Guinée* (*Côte d'Ivoire, Togo, Bénin*). Thèse, Univ. Bordeaux I, vol. 1, 181 p.

Tournier, J.-L., 1953. — *Les gîtes de scories du fer dans la Basse Côte d'Ivoire*. Conf. Intern. Africanistes de l'Ouest, Abidjan : 147-148.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 189-198.

Étude morpho-anatomique de *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels (Filicinée Leptosporangiée)

P. Nicolas

Résumé : Le rhizome rampant de *Coniogramme japonica* est dépouvu de ramification de type classique. Les frondes ont une disposition spiralée et les racines une position quelconque. La ramification résulte d'une modification fonctionnelle de la région apicale d'une jeune racine, attestée par l'évolution de la vascularisation qui passe de la symétrie bilatérale à la symétrie axiale représentée par une solénostèle. L'axe raméal ainsi formé est semblable à celui de la jeune plantule issue de spore.

Summary : The creeping rhizome of *Coniogramme japonica* shows no axillary branching of the classical type. Fronds are borne spirally and roots haphazardly. Branching results from the transformation of the apical zone of the young root, this is witnessed by anatomical changes from bilateral to radial symmetry in the form of a solenostele. The branch thus formed is similar to the young sporophytic plantlet.

Pierre Nicolas, Laboratoire de Cytologie Végétale, Cytotaxinomie et Ptéridologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

La position systématique de ce genre, comme celle du genre *Hemionitis* (Nicolas, 1983), est vue différemment selon les auteurs. C'est ainsi que Crabbe, Jermy & Mickel (1975) placent *Coniogramme* dans les *Adiantaceæ* et plus particulièrement parmi les *Adiantoideæ*, alors que Pichi-Sermolli (1977) range le genre *Coniogramme* — tout comme *Hemionitis* — dans les *Hemionitidaceæ.*

Jusqu'ici, *Coniogramme japonica* est la seule espèce du genre dont nous ayons pu obtenir les spores et les axes. Ce matériel provient du « Gabinete de Botanica. Instituto Superior de Agronomia. Universidade Technica de Lisboa, Portugal »[1].

Coniogramme japonica (Thunb.) Diels (cf. Christensen, 1906) est aussi nommé : *Hemionitis japonica* Thunb., 1784 ; *Gymnogramma japonica* (Thunb.) Desv., 1811 (*Psilogramme* = *Gymnogramma*) ; *Dictyogramme japonica* (Thunb.) Fée, 1850-1852 ; *Notogramme japonica* (Thunb.) Presl, 1849. Cette espèce se rencontre au Japon et à Formose. Le genre comprend 20 espèces environ.

Les méthodes et les techniques retenues pour cette étude sont celles que nous avons employées précédemment (Nicolas, 1976, 1979). A notre connaissance, aucune étude morpho-anatomique de ce taxon n'a été publiée jusqu'à présent.

1. Nous exprimons nos remerciements au Directeur de cet établissement qui a rendu possible cette étude.

LA PLANTULE

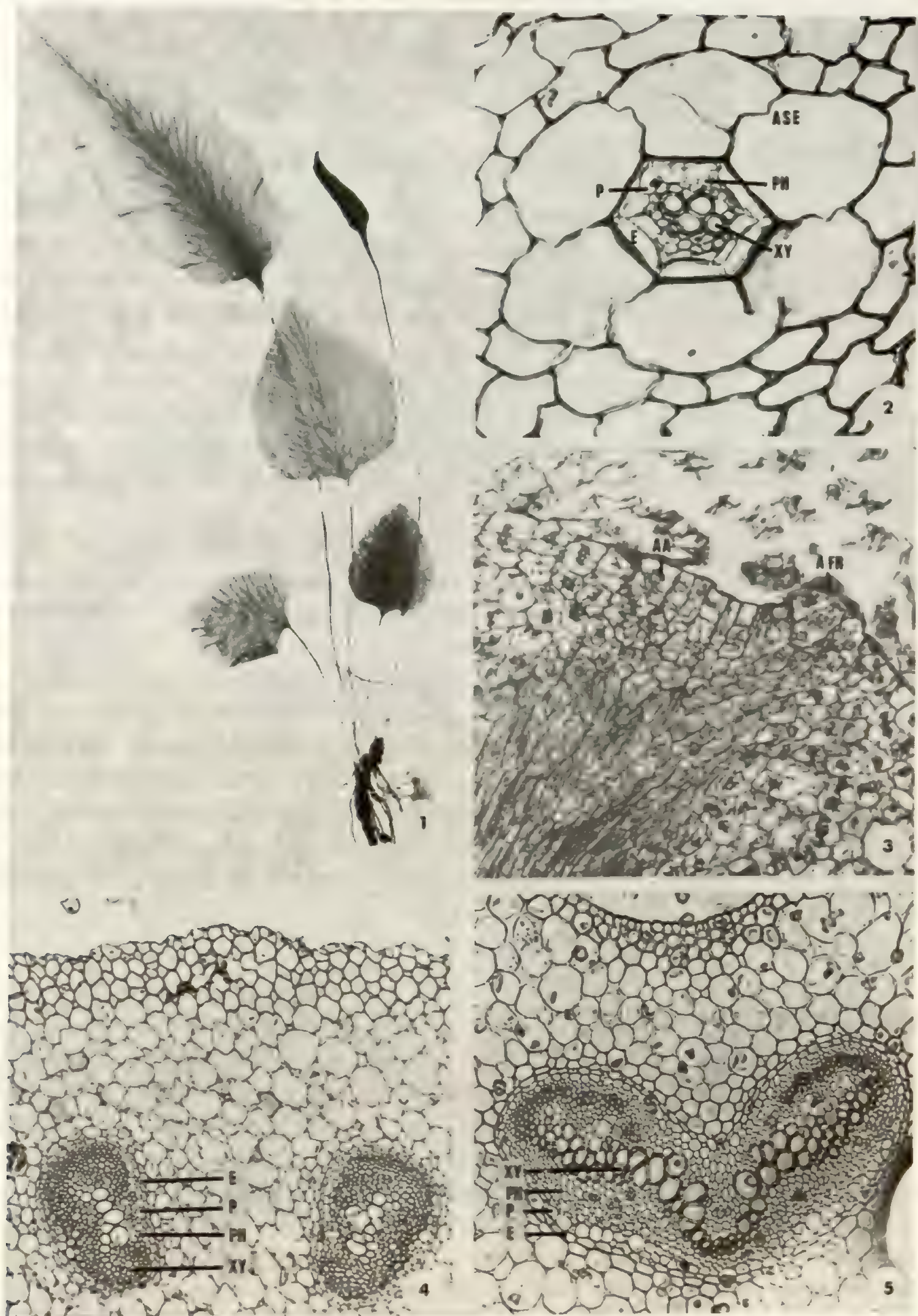
Chez la jeune plantule, le rhizome est d'abord dressé mais il se courbe très rapidement et devient rampant. Cet axe, surtout dans sa partie apicale, porte des écailles transparentes qui se rencontrent aussi à la base du pétiole. Dans son ensemble, la fronde peut être considérée comme glabre.

A chacune des premières frondes correspond une racine émise dans le prolongement du pétiole ; toutefois, des racines supplémentaires peuvent exister dès le premier entrenœud et très vite, au fur et à mesure que l'axe se développe, leur nombre croît. Elles sont situées en n'importe quel point de la surface du rhizome. Les frondes ont une insertion spiralée sur l'axe et l'indice phyllotaxique est généralement de 2/5. Bien que notre propos ne soit pas d'étudier ici l'évolution de la morphologie du limbe (Pl. 1, *1*), notons cependant que l'élongation du limbe, la structure pennée — et à plus forte raison la structure bipennée — ne se réalisent que très progressivement. Enfin, aucun bourgeon ni aucune ramification latérale ne sont visibles sur ces très jeunes axes.

Anatomie de la racine : La racine s'accroît grâce à une cellule apicale tétraédrique. La trace racinaire est simple (Pl. 1, *2*). Le phloème décrit deux arcs de cercle de part et d'autre du xylème dont les deux pôles sont au contact du péricycle, uniassisial, composé au maximum de 12 cellules. Ces dernières sont deux fois plus nombreuses que les cellules à cadre de l'endoderme qui décrivent un hexagone. L'assise cellulaire sus-endodermique ne comprend que 6, quelquefois 12, cellules de grande taille.

Anatomie de la fronde : La cellule apicale, trifaciale cunéiforme, a son arête dièdre orientée perpendiculairement à l'axe longitudinal de rhizome (Pl. 1, *3*). A son point d'émission, la trace foliaire est double (Pl. 1, *4*). Dans chacune des méristèles foliaires, les cellules de xylème décrivent une bande sinueuse et étroite (Pl. 1, *4*). L'ensemble est entouré par le phloème et le parenchyme phloémien. Le péricycle est uni- ou biassisial et l'endoderme de type « à cadre ». La jonction des deux méristèles foliaires (Pl. 1, *5*) est classique et s'effectue au niveau des deux pôles de xylème les plus rapprochés. Les éléments de xylème des premières traces pennaires, régulièrement sinueux, sont semblables à ceux de la trace pétiolaire qui leur a donné naissance.

Anatomie de l'axe : Sa cellule apicale est tétraédrique (Pl. 1, *3*). A la base du rhizome, la vascularisation est une protostèle (Pl. 2, *6*) qui évolue très rapidement en siphonostèle, solénostèle (Pl. 2, *7*) et plus tard en dictyostèle à deux méristèles. La première racine et, dans certains cas, la première fronde sont émises par la protostèle (Pl. 2, *6*). En fait, l'émission de cette première trace foliaire entraîne, généralement, l'apparition de la siphonostèle. Nous avons indiqué que la trace foliaire est double mais il faut noter que les toutes premières frondes qui sont formées ont une trace simple qui comporte cependant deux masses distinctes de xylème. Nous pensons que cet état de fait est en relation avec les premiers types de structures de la stèle caulinaire. La trace racinaire est toujours émise par la région dorsale d'une méristèle, soit dans sa partie moyenne (Pl. 2, *8*), soit sur ses marges



Pl. 1. — **Coniogramme japonica** (Thunb.) Diels : **1**, morphologie d'une jeune plantule issue de spore × 1,2 ; **2**, anatomie de la racine en CT × 930 (H. L.) ; **3**, région apicale du rhizome en CL ; orientation de la cellule apicale de la fronde (AFR) par rapport à l'axe longitudinal de l'axe × 400 (P.A.S.-F.G.) ; **4**, pétiole en CT ; présence de deux méristèles foliaires × 255 (P.A.S.-F.G.) ; **5**, pétiole en CT ; fusion des deux méristèles foliaires × 260 (C.V.M.).

si deux racines sont émises simultanément (Pl. 2, *7*), comme c'est le cas chez *Hemionitis arifolia* (Nicolas, 1983).

L'AXE ADULTE

Les axes dont nous disposons sont âgés de trois ans au plus et sont longs de 8-10 cm. Si l'on se réfère à certaines autres Filicinées, on peut dire que, chez cette espèce, la croissance du rhizome est relativement rapide. Le rhizome rampant est semblable à celui du jeune sporophyte. Le nombre de frondes est variable d'un individu à l'autre, et chez un même rhizome la longueur des entre-nœuds est également variable. Le nombre des racines par entre-nœud est de 2 à 8, indépendamment de la longueur de celui-ci. Les frondes ont une insertion spiralée sur l'axe et l'indice phyllotaxique est en général de 2/5. A ce stade de développement on observe des axes latéraux qui sont émis de façon irrégulière et en n'importe quel point du rhizome. Ces formations seront étudiées dans le paragraphe suivant.

Comme chez la jeune plantule issue de spore, l'axe s'accroît par une cellule apicale tétraédrique et les cellules apicales de fronde et de racine sont comparables. Par contre, la dictyostèle du rhizome est ici composée de 3-4 méristèles (Pl. 2, *8*). L'émission de la trace foliaire est assurée par deux méristèles caulinaires voisines (Pl. 2, *8*) mais, étant donnée l'insertion spiralée des frondes il en résulte que toute méristèle de l'axe peut intervenir dans l'initiation de la vascularisation de la feuille. Les deux méristèles foliaires ne sont pas émises en même temps (Pl. 2, *8*). De plus, bien qu'elles soient décelables très tôt dans la vascularisation caulinaire, elles ne s'en détachent que très tardivement et elles peuvent cheminer plus ou moins longuement dans la parenchyme cortical du rhizome. L'anatomie de la racine est semblable à celle décrite chez la plantule ; toutefois, on constate qu'un très grand nombre d'entre-elles ont leur activité de croissance qui est inhibée, au moins passagèrement (Pl. 2, *9*).

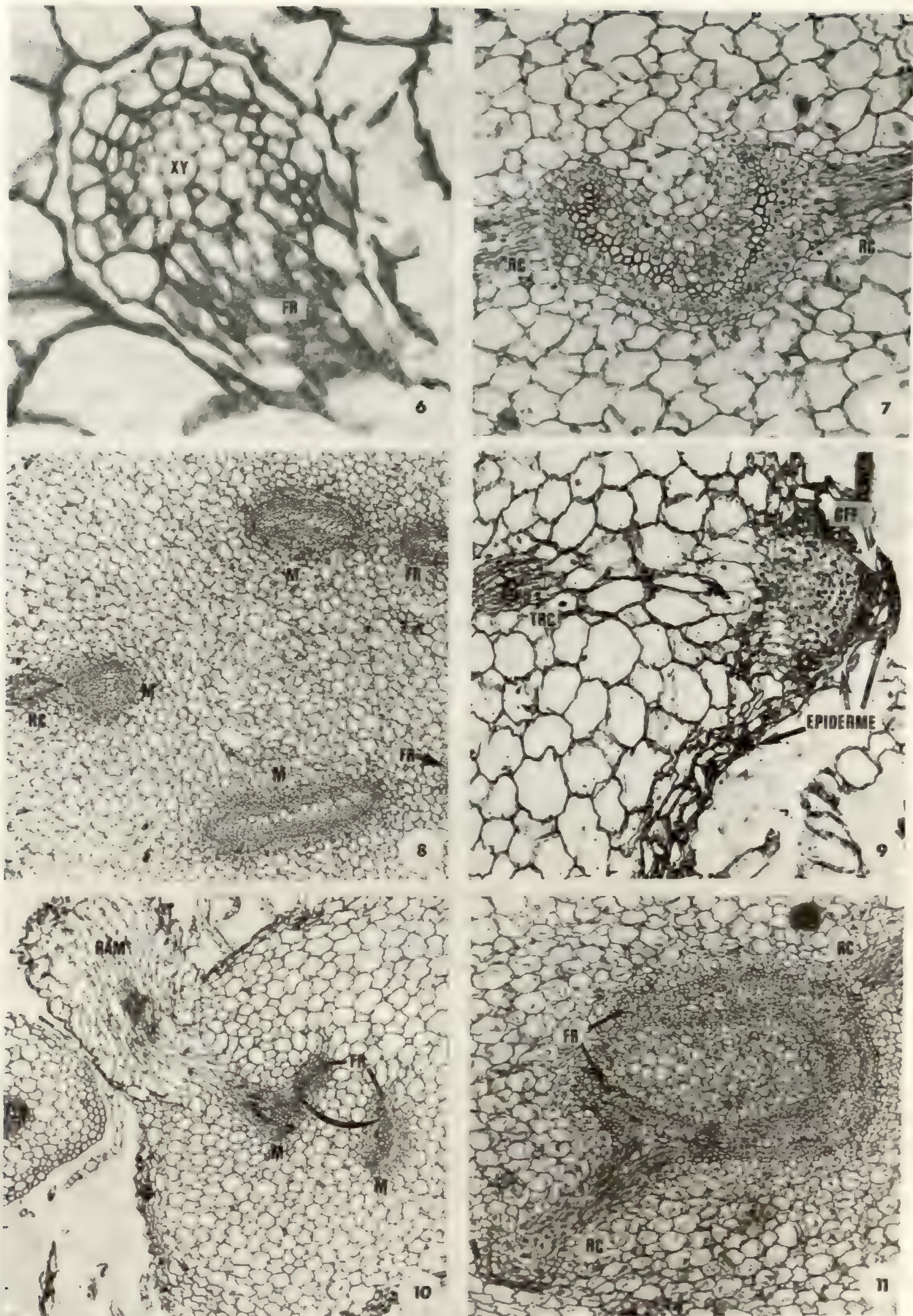
LA RAMIFICATION

La fréquence des ramifications ne semble soumise à aucune règle : suivant les échantillons, ces axes peuvent être très nombreux, rares, voire quelquefois absents. Cette ramification est, au début, un petit mamelon situé en n'importe quel point du rhizome, mais jamais à proximité immédiate de l'apex caulinaire.

Ces formations peuvent présenter de nombreuses racines — 6 ou 7 — alors qu'aucune fronde n'est encore émise. Nous anticiperons sur la suite de notre exposé en indiquant dès maintenant que nous n'avons jamais observé de ramifications latérales sur ces très jeunes axes.

L'anatomie de cette ramification doit nous permettre de connaître la véritable origine et la nature de cet élément.

Les cellules apicales des bourgeons (Pl. 3, *17*) et celles des racines et des frondes sont conformes à ce que nous avons rapporté précédemment.



Pl. 2. — **Coniogramme japonica** (Thunb.) Diels : **6**, axe de la plantule en CT ; émission de la première fronde (FR) dès le stade de la protostèle × 1055 (P.A.S.-F.G.) ; **7**, axe de plantule en CT ; solénostèle ouverte en « U » ; émission de deux racines en CL (RC) × 290 (P.A.S.-F.G.) ; **8**, anatomie du rhizome adulte en CT ; présence de 3 méristèles caulinaires (M) et émission d'une racine en CT (RC) ; une méristèle foliaire (FR) est visible ici × 90 (P.A.S.-F.G.) ; **9**, jeune racine très peu développée dont la coiffe (CFF), composée de plusieurs assises de cellules, est encore recouverte par l'épiderme ; absence de cellule apicale de racine ; trace racinaire (TRC) en CT × 230 (H. L.) ; **10**, rhizome adulte en CT ; deux méristèles caulinaires (M) ; jeune ramification en CL (RAM) et trace foliaire en CT (FR) × 90 (H.L.) ; **11**, anatomie de la ramification en CT ; solénostèle en « U » ; émission de deux racines (RC) et d'une fronde (FR) × 235 (P.A.S.-F.G.).

Considérons l'évolution de la vascularisation de cet axe de la région apicale vers la base. Le stade de la dictyostèle ne se rencontre que chez les rameaux suffisamment développés. En général, on observe une solénostèle ouverte (Pl. 2, *11*) qui procède d'une solénostèle fermée (Pl. 3, *12*). Dans la région médullaire de cette dernière apparaît alors une puis plusieurs cellules de xylème (Pl. 3, *13*, *14*), tandis que le xylème propre à la solénostèle se fragmente en deux masses opposées (Pl. 3, *14*). Par la suite, ces deux groupes cellulaires ont tendance, d'une part à se réduire et d'autre part à venir se joindre aux cellules centrales de xylème (Pl. 3, *15*). En même temps, on note la résorption du phloème interne (Pl. 3, *14*) et plus tardivement du parenchyme phloémien et du phloème externe. Il en résulte donc la formation d'une bande médiane de cellules de xylème dont les deux pôles sont au contact du péricycle (Pl. 3, *16*). A la base de l'axe, on observe alors une structure anatomique de type racinaire telle qu'elle a été décrite précédemment. Malgré tous nos soins, nous n'avons pu saisir le moment où le méristème apical passe d'un fonctionnement de « type racine » à celui de « type tige ». Mais nous avons pu observer des stades voisins qui nous permettent de reconstituer la chronologie des évènements.

Nous avons déjà souligné que de nombreuses jeunes racines ont leur croissance passagèrement inhibée (Pl. 2, *9*) ; la jeune racine provoque une protubérance sur le rhizome, les différentes couches cellulaires de la coiffe sont encore recouvertes par le tissu épidermique caulinaire. Déjà, chez de nombreuses racines, la cellule apicale n'est plus décelable (Pl. 2, *9*). Dans d'autres cas, le méristème terminal s'est élargi et présente une apicale tétraédrique qui ne découpe plus de nouveaux segments de coiffe (Pl. 3, *17*).

En allant de l'extrémité du bourgeon vers la base on assiste donc à la substitution d'une structure anatomique caulinaire — dictyostèle — par une structure diarche de racine.

Tous ces faits nous permettent de penser que les racines sont à l'origine de ces ramifications. Ceci explique la prolifération, apparemment anarchique, de ces axes qui est à l'image de celle des racines, comme nous l'avons indiqué précédemment. De plus, on constate que l'émission de la trace raméale (Pl. 2, *10*) est, en tout point, semblable à celle de la trace racinaire (Pl. 2, *8*).

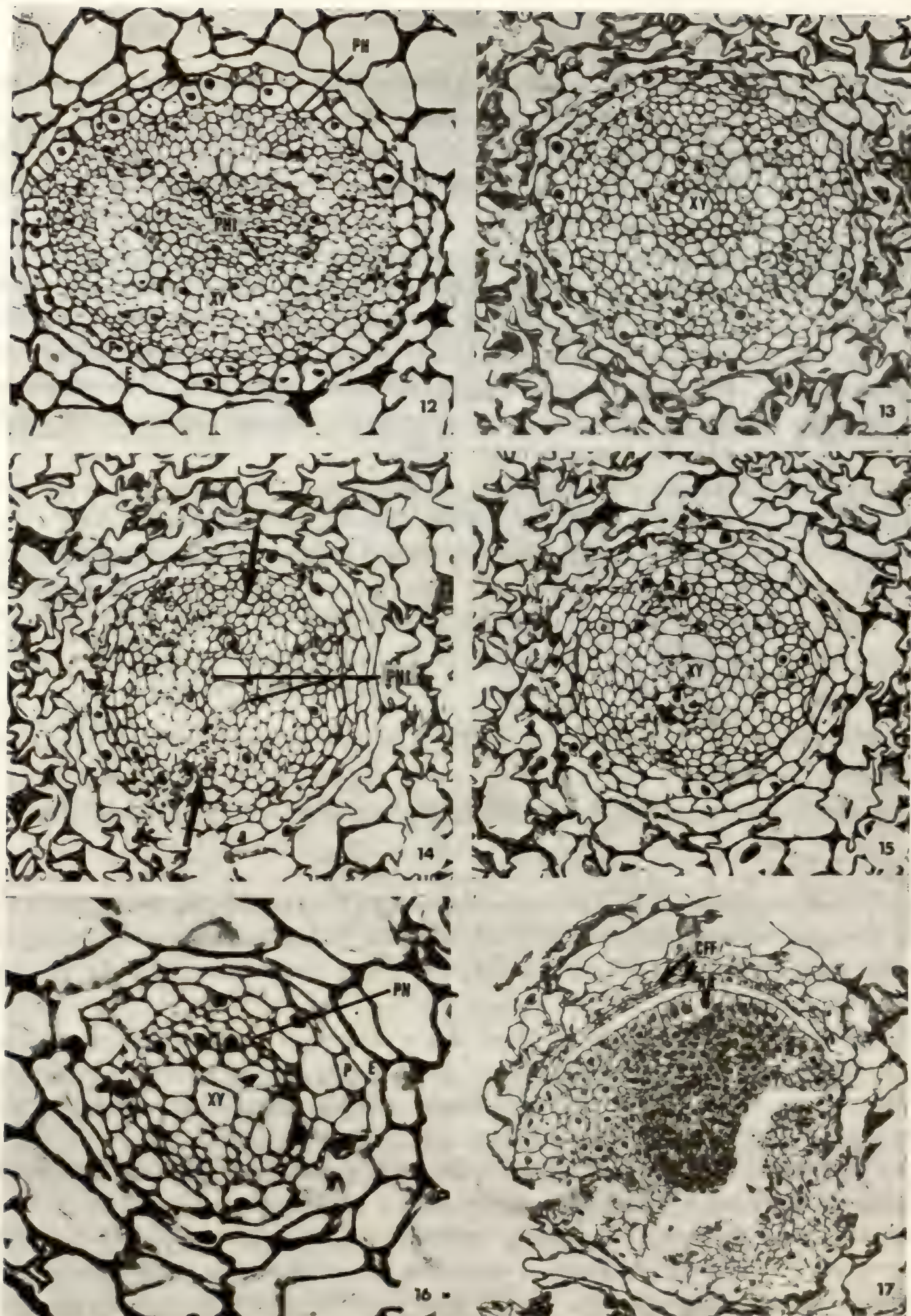
Dans la région basale du rameau, plusieurs racines peuvent se développer mais uniquement lorsque la vascularisation est devenue caulinaire (solénostèle fermée). La première fronde est émise plus tard, à un niveau où la solénostèle est, suivant le cas, encore fermée ou *déjà* ouverte en « U » (Pl. 2, *11*).

DISCUSSION

L'axe caulinaire rampant de *Coniogramme japonica* porte des frondes en disposition spiralée — indice 2/5 — alors que les racines et les rameaux ont une insertion quelconque sur l'axe.

Pour nous, les ramifications dérivent de racines dont le fonctionnement apical s'est modifié. Cette interprétation est attestée par leurs traits histo-anatomiques et par leur position quelconque.

La stèle raméale, à sa base, a une structure bilatérale de racine qui passe progressivement à une structure axiale caulinaire. Les premières racines du rameau sont émises seulement au niveau de la solénostèle fermée. Celle-ci s'ouvre en une solénostèle en « U » avec



Pl. 3. — **Coniogramme japonica** (Thunb.) Diels : 12 à 16, évolution de la vascularisation d'une ramification, en CT, vers une structure de type racinaire (H.L.) ; **12**, solénostèle fermée ; phloème interne (PHI) × 550 ; **13**, apparition, dans la région centrale de la solénostèle, d'une cellule de xylème (XY) × 675 ; **14**, début de fragmentation de la solénostèle (flèches) ; le phloème interne (PHI) est toujours visible ; coupe située à 368 μm de la précédente × 690 ; **15**, résorption du phloème interne et formation d'une bande médiane de cellules de xylème ; coupe située à 192 μm de la précédente × 710 ; **16**, base de l'axe de ramification ; présence d'une structure racinaire typique ; coupe située à 832 μm de la précédente × 1140. — **17**, zone apicale d'une jeune ramification en CL ; la cellule apicale d'axe (AA) est déjà visible ; il subsiste encore la coiffe de la racine (CFF) dont deux assises cellulaires sont encore visibles (flèches) × 255 (H.L.).

l'émission de la première fronde. Toutefois, la solénostèle en « U » peut être réalisée avant l'émission de la trace foliaire, particularité que nous avons déjà notée chez la bulbille de *Adiantum capillus-veneris* (Nicolas, 1976).

Pour Lachmann (1889), « les cas où la modification de l'extrémité de la racine en une tige portant des feuilles soit bien démontrée sont très rares ». Il faut toutefois remarquer que chez certaines espèces, le bourgeon se développe très près de la racine et inhibe son fonctionnement. Ce bourgeon peut être considéré, à tort, comme étant d'origine racinaire. Cette transformation, décrite par Lachmann chez *Asplenium esculentum* (= *Anisogonum seramporense*) a été également étudiée par Rostowzew (1890) chez ce même *Asplenium* et chez *Platycerium* (*P. alcicorne*, *P. stemaria*, *P. hillii*, *P. willinckii*). Rostowzew explique le passage du type racine au type caulinaire par modification fonctionnelle de la cellule apicale qui ne découpe plus les segments de coiffe.

Faisant référence à la mise en garde de ces deux auteurs, on peut supposer que chez *Coniogramme japonica*, l'initiation de la cellule apicale d'axe latéral a lieu très près de l'apicale de racine. Mais nous n'avons jamais observé dans le méristème caulinaire — à côté de la cellule apicale d'axe tétraédrique — une autre cellule de même type, mêlée aux nombreuses apicales tétraédriques endogènes de racines.

On peut également supposer que le passage d'une structure à l'autre, considéré au seul niveau de la cellule apicale, s'effectue selon deux modes possibles :

— L'initiale de la racine persiste mais modifie son fonctionnement, en ne découpant plus de segments de coiffe.

— Cette cellule disparaît et il se différencie, tout à côté, une initiale d'essence caulinaire.

Nous n'avons pu observer de tels événements que l'on peut supposer être brefs. Cependant, nous avons rencontré des racines dont le sommet est quelque peu élargi, mais privé de son apicale caractéristique (Pl. 2, *9*). S'agit-il d'une racine en cours de transformation ou d'une racine abortive ?

Chez *Asplenium*, Rostowzew observe deux sortes de rameaux ; les uns se situent à l'extrémité d'une racine « principale » alors que les autres sont formés à l'extrémité d'une radicelle encore peu développée. Par contre, chez *Platycerium*, la « transformation des racines ne présente pas la diversité offerte par *Asplenium* » et « les sorties latérales de rameaux » s'effectuent « avant que la racine latérale génératrice ait traversé l'écorce de la racine principale ». Il est à noter que ces rameaux se situent, en général, à une distance plus ou moins grande de la racine principale émettrice. Soulignons que chez *Coniogramme*, la transformation n'a lieu exclusivement que chez des racines principales, ce qui rapproche d'avantage de *Asplenium*. De plus, ce phénomène a lieu très tôt, lorsque la racine commence à peine à percer l'épiderme du rhizome : la cellule apicale du rameau est alors visible alors que la coiffe de la racine-mère est encore facilement identifiable.

Mais, en aucun cas, on ne peut assimiler cette transformation à celles rapportées par Ballade (1968) chez le Cresson et par Bigot (1977) chez le Lis. Chez le Cresson, le bourgeon se forme sur un disque méristématique qui provient d'une dédifférenciation préalable des cellules les plus externes du méristème racinaire. Chez le Lis hybride cv. « enchantment », les ébauches racinaires encore incluses dans la région corticale de l'axe perdent

leur état méristématique. Par la suite, il y a activation des cellules du parenchyme cortical qui sont au contact du méristème racinaire et formation d'une ébauche gemmaire. La transformation de ces jeunes racines en axes nécessite donc une réorganisation de leurs potentialités.

Chez *Coniogramme*, l'induction d'une ramification intervient sans périodicité ni position fixes. Il en résulte que leur nombre est très variable et qu'on ne peut déterminer a priori quelles racines se transforment en axes. Par contre, nous n'avons jamais observé de bourgeons ni chez les très jeunes axes ni a proximité immédiate de l'apex caulinaire. Enfin, nous nous sommes assuré que la ramification n'est pas liée à une lésion des tissus ou à la formation d'un cal : elle est spontanée tout comme les bulbilles caulinaires et surtout les frondes transformées en axe de *Adiantum capillus-veneris* (Nicolas, 1976).

Abréviations employées pour les figures

AA	Apicale d'axe	M	Méristèle caulinaire
AFR	Apicale de fronde	P	Péricycle
ASE	Assise cellulaire sus-endodermique	PH	Phloème
CFF	Coiffe de la racine	PHI	Phloème interne
CL	Coupe longitudinale	RAM	Ramification
CT	Coupe transversale	RC	Racine
E	Endoderme	TRC	Trace racinaire
FR	Fronde	XY	Xylème

Colorations

C.V.M.	Camino-vert de Mirande
H.L.	Glychémalum d'après Lillie
P.A.S.-F.G.	Réaction PAS et coloration au fast-green
S.F.G.	Safranine, fast-green.

BIBLIOGRAPHIE

Ballade, P., 1968. — Caulogénèse apicale sur les jeunes racines axillaires du Cresson (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Bull. Soc. bot. Fr., Mém.* : 250-258, 6 pl.

Bigot, C., 1977. — Établissement et réorientation d'un territoire organogène. *Soc. bot. Fr.*, Coll. Multipl. végét. : 135-147.

Bonnet, A. L. M. & Nicolas, P., 1976. — Les différents modes de ramification du rhizome de l'*Adiantum capillus-veneris* L. (Adiantaceæ, Filicinée Leptosporangiée). *C. R. Acad. Sci., Paris* 283 : 623-625.

Christensen, C., 1906. — *Index Filicum.* Hagerup H. ed., Hafniae, 804 p.

Copeland, E. B., 1947. — *Genera Filicum.* The Ronald Press Company ed., New York, 262 p., 10 pl.

Crabbe, J. A., Jermy, A. C. & Mickel, J. T., 1975. — A new genetic sequence for the pteridophyte herbarium. *Fern Gazette* 11 (2 et 3) : 141-162.

Cutter, E. G., 1965. — Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. *Bot. Rev.* 31 : 7-113.

Hooker, W. J., 1848/1970. — *Species Filicum.* Cramer J. ed. (reprint 1970), Lehre 5, 250 p., 70 pl.

Hooker, W. J. & Baker, J. G., 1874. — *Synopsis Filicum*. Robert Hardwicke ed., London, 573 p., 9 pl.

Jensen, W. A., 1960. — *Botanical Histochemistry*. Freeman and Company ed., San Francisco, London, 408 p.

Jermy, A. C., Crabbe, J. A. & Thomas, B. A., 1973. — *The phylogeny and classification of the ferns*. Academic Press ed., London, 284 p., 32 pl.

Johansen, D. A., 1940. — *Plant Microtechnique*. Mc Graw-Hill ed., New York, London, 523 p.

Lachmann, J. P., 1889. — *Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères*. Thèse, Lyon, 189 p., 5 pl.

Mahabale, T. S., 1960. — Buds in some Indian ferns. *Proc. Summer School Bot.*, Darjeeling : 136-139.

Nicolas, P., 1976. — Contribution à l'étude morphologique et histologique de Adiantum capillus-veneris L. (Adiantaceæ), Filicinée Leptosporangiée. *Naturalia Monspeliensia*, ser. Bot. 26 : 129-180, 9 pl.

Nicolas, P., 1979. — A propos de la ramification de Adiantum hispidulum Sw. (Adiantaceæ, Filicinée Leptosporangiée). *Naturalia Monspeliensia*, ser. Bot. : 1-13, 2 pl.

Nicolas, P., 1983. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. I. Morphologie et anatomie de H. arifolia (Burm.) Moore (Adiantaceæ). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 5, section B, *Adansonia*, nº 1 : 109-120.

Pichi Sermolli, R. E. G., 1977. — Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31 (2) : 313-512.

Rostowzew, S., 1890. — Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptopgamen. I. Umbildung von Wurzeln in Sprosse. *Flora* 73 : 155-168.

Verdoorn, F., 1938. — *Manual of Pteridology*. Martinus Nijhoff ed., La Hague, 660 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 199-204.

Studies on the Flora of the Guianas. 1. *Croton macradenis* (sect. *Podostachys*, fam. *Euphorbiaceæ*), a new species from the Guianas

A. R. A. Görts-van Rijn & W. Punt

Summary : A new species of *Croton*, sect. *Podostachys (C. macradenis)* from French Guiana and Suriname is described. It has remarkable long glands. The distinctive characters of the species are the following : long, tubiform glands at the base of the leaves ; male flowers with a hairy receptacle and 5-6 anthers ; ovary glabrous ; pollen show the Croton-pattern. A comparative study between a number of species of the section is made.

Résumé : Une espèce nouvelle de *Croton* de Guyane française et du Surinam *(C. macradenis)*, appartenant à la section *Podostachys*, est décrite. Elle a des glandes particulières. Des caractères spécifiques sont mentionnés dans la description de l'espèce ; notons entre autres : deux glandes longues à la base des feuilles ; fleurs mâles avec un réceptacle villeux et avec 5-6 étamines ; ovaire glabre ; pollen avec un « Croton-pattern ». Une étude comparative est faite entre quelques espèces de la section.

A. R. A. Görts-van Rijn, Institute of Systematic Botany, Rijksuniversiteit Utrecht, Heidelberglaan 2, 3584 CS Utrecht, The Netherlands.
W. Punt, Laboratory of Palaeobotany and Palynology, Heidelberglaan 2, 3584 CS Utrecht, The Netherlands.

Among the *Croton* collections recently made in French Guiana and Suriname, there are several specimens which can easily be distinguished by their remarkable long, tubiform glands at the base of the leaves. These specimens couldn't be identified properly, but resemble most species of the section *Podostachys*, especially *C. sipaliwinensis* Lanj. from the Sipaliwini savanna in S. Suriname. They have several features in common, but they differ in the long glands and in a few other characters. As the specimens do not fit into any described *Croton* species, the authors decided to assign them to the following new species.

Croton macradenis Görts & Punt, *sp. nov.*

Frutex ½-3 m altus. Ramuli tereti pilis stellatis vestiti. Pilorum ramus centralis unus erectus rami laterales 5-7 adpressi. Petioli 3-45 mm longi, stellato-pubescentes. Lamina membranacea vel subchartacea, ovata, supra pilis simplicibus et secus nervos pilis stellatis nonnullis vestita, subtus stellato-tomentosa (pilorum rami laterales discum dentatum formantes), 3-9 cm longa, 1½-6 cm lata apice acuta basi rotundata vel subcordata vel acuta, margine subtus glandulis patelliformibus minutis sparse instructa, biserrata ; basi glandulis conspicuis patelliformibus, longe (2-4 mm) stipitatis munita ; 3-5 nervia, nervis binis exterioribus inconspicuis. Stipulæ subulatæ, stellato-tomentosæ vel strigosæ, 2-7 mm longæ, mox deciduæ.

Racemi terminales et in axillis foliorum superiorum 1½-4½ cm longi, rhachi stellato-tomentosa, inter flores femineos et masculos spatio nudo ³/₄-2 ¹/₄ cm longo interrupti. Flores subsessiles in axillis bractearum, flos femineus solitarius ima basi racemi, flores masculi multi. Bracteæ lineares vel tridentatæ 1½ mm longæ eglandulosæ pilis simplicibus. Flos femineus sepalis 6-7 linearibus vel oblanceolatis extus pilis stellatis vel/et simplicibus vestitis intus glabris, post anthesin accrescentibus ; petalis ignotis ; stylis 3 ad medium bipartitis ramis bifidis pilis stellatis vel simplicibus munitis.

Flores masculi sepalis 5 ellipticis acutis circiter 1 mm longis eglandulosis pilis nonnullis simplicibus extus vestitis, basin versus ciliatis ; petalis 5 ellipticis obtusis circiter 1 mm longis apice ciliatis eglandulosis ; disci glandulis 5 parvis ellipsoideis truncatis ; receptaculo longe lanato ; staminibus 5-6 glabris.

Capsula glabra lævis 4-5 mm longa circiter 4 mm diametro. Semina nigra vel brunnea glabra leviter striato-foveolata 3-4 mm longa.

Type : *De Granville B-5470*, Guyane française, piste de St.-Élie, Sinnamary, 9.6.1978 (holo-, CAY ; iso-, U, P).

Shrub 0.5-3 m high. Branches terete, stellately pubescent. Hairs with a central erect branch and 5-7 lateral ones. Petioles 3-45 mm long, stellately pubescent. Lamina membranous to slightly chartaceous, ovate, 3-9 cm long, 1.5-6 cm wide ; strigose above with a few stellate hairs on the midrib, stellately pubescent beneath (lateral branches of the hairs reduced) ; apex acute ; base rounded to subcordate, sometimes acute, with conspicuous tubiform glands 2-4 mm long ; margin strigose, biserrate with scattered short-stipitate patelliform glands ; palmately veined with 3-5(-7) primary veins, primary and secondary veins flat above, prominent below. Stipules subulate, stellately tomentose or strigose, 2-7 mm long, caducous. Racemes terminal or in the axils of the upper leaves, 1.5-4.5 cm long, rachis stellately pubescent, the many male flowers subsessile in the upper part, widely separated (0.8-2.2 cm) from the solitary subsessile basal female flower ; bracts linear, sometimes 3-dentate, 1.0-1.5 mm long, eglandular with simple hairs.

Male flowers : sepals 5, elliptic, *ca.* 1 mm long, eglandular, sparsely pubescent with simple hairs outside, ciliate in the lower half ; petals 5, elliptic, *ca.* 1 mm long, apex obtuse, ciliate, eglandular ; disc glands 5, ellipsoid, truncate at apex, small ; receptacle long-villous ; stamens 5-6, glabrous.

Female flowers : sepals 6-7, subspathulate to (ob)lanceolate, densely stellately and/or simple hairy outside, glabrous within, accrescent. Petals not seen. Ovary glabrous.

Capsule glabrous, 4-5 mm long, *ca.* 4 mm wide, smooth. Seeds black or brown, 3 mm long, glabrous, faintly striate-foveolate.

The name *macradenis* is formed out of macros (Μακρος) and aden (αδηυ) meaning great gland.

Distribution : In sandy habitats in French Guiana and Suriname.

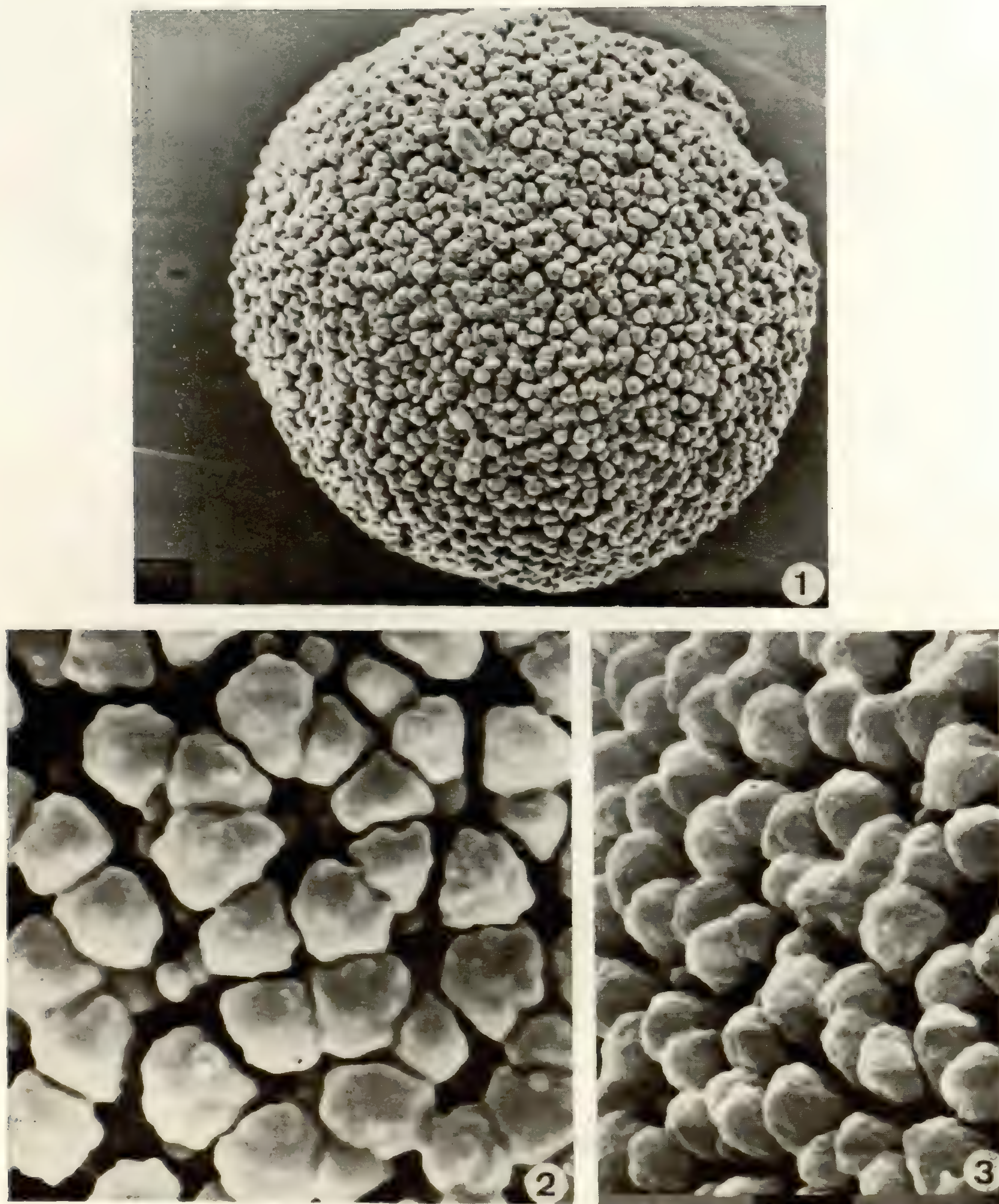
Pollen

Method of preparing : Pollen grains were prepared by hydrating dry herbarium material in a solution of demineralized water and 1 % Wetting Agent. This was followed by treatment of aceton/water and sonification. Afterwards the pollen grains were transferred to 100 % acetone and from here mounted on stubs.



Pl. 1. — **Croton macradenis** Görts & Punt : **a**, Habit ; **b**. male flower and detail of sepal and petal ; **c**, detail with capsule. (*De Granville B-5470*, type).

Description : Pollen inaperturate, spheroidal ; sexine much thicker than nexine, consisting of clavate elements, usually 5 or 6 of these elements arranged in circles thus forming a so called " Croton-pattern ", surface of the elements longitudinally grooved, ends blunt or somewhat acute ; in between the clavæ smaller elements present in the shape of granules or small bacula ; size *ca.* 55 μm.



Pl. 2. — Scanning electron micrographs of pollen of **Croton macradenis** Görts & Punt (*De Granville B-5470*, type) : **1**, whole grains × 1500 ; **2**, Croton pattern ; sexine elements in surface view ; **3**, Croton pattern ; sexine elements in oblique view. (Scale represents 2 μm).

Other specimens : French Guiana : *Descoings & Luu 20170*, S. de Tonate, Cayenne 16.1. 1974 ; *Descoings & Luu 20471*, Route Iracoubo-Mana, 19.1.1974 ; *Oldeman B. 2564*, fleuve Oyapok, savanes roches « Sikini », 18.7.1969 ; *Veyret & Cremers 4358*, savane bordelaise, route de tour de l'île, Cayenne, 25.2.1977. — Suriname : *Oldenburger, Norde & Schulz 498 B*, Sipaliwini savanne, W. of Morro Grande dome, 10.11.1968.

Note : The new species undoubtedly belongs to the section *Podostachys* (Klotzsch) Baillon because of its remarkable inflorescences. In the rather small racemes the female and male flowers are placed widely separated on the rachis.

Other species of this section are *Croton lundianus* (F. Diedr.) Muell. Arg., *C. sclerocalyx* Muell. Arg., *C. sipaliwinensis* Lanj. and *C. subserratus* Jabl. Differentiating characters of these species are mainly found in the glands at the top of the petiole or near the base of the leaf, in the number of anthers and in the indument of the receptacle of the male flowers and of the ovary (see table 1). Some minor differences are found in the characters of the leaves.

Table 1 : Differential characters in the section *Podostachys*.

	Glands at leaf base	Receptacle ♂ flowers	Number of stamens	Indument of ovary
Croton lundianus	stipitate small ; < 2 mm	villous	6-12	hairy
C. sclerocalyx	sessile to subsessile	glabrous	6	hairy
C. sipaliwinensis	subsessile to sessile	villous	5-6	glabrous
C. subserratus	stipitate small ; < 2 mm	villous	?	hairy
C. macradenis	tubiform large ; > 2 mm	villous	5-6	glabrous

C. lundianus and *C. sclerocalyx* are well-known species of Central Brazil south of the Amazon River. The other two are rare species from northern South America. *C. subserratus* is only known from the type locality in Venezuela and *C. sipaliwinensis* is only known from a small area at the Suriname-Brazilian border.

The new species *C. macradenis* most closely resembles *C. sipaliwinensis* because of its glabrous ovary, hairy receptacle of the male flower and the small number of anthers. It differs distinctly in the large, long-stipitate glands, but also the leaves differ by their larger size, the longer petioles and the rounded subcordate base. Both species inhabit sandy places, e.g. savannas on sandy riverbanks.

Acknowledgements : The authors are much indebted to G. Cremers of the Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre Mer, Centre de Cayenne, for his kind cooperation to send the best material available. They are very grateful to A. Schipper who made the skilfull drawings of the new species and they wish to thank L. Y. Th. Westra for correcting the text.

LITERATURE

Jablonski, E. N., 1967. — Botany of the Guayana Highlands. Part 7. Euphorbiaceæ. *Mem. New York Bot. Garden* 17 : 80-190.

Lanjouw, J., 1939. — New or noteworthy Euphorbiaceæ from Suriname. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 36 : 697-704.

Mueller, J. (Arg.) in Martius, C. F. P., 1874. — *Flora Brasiliensis* 11 (2) : 1-752.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia,* nº 2 : 205-212.

Insectes pollinisateurs et pollen des fleurs à élaiophores

D. Lobreau-Callen

Résumé : Dans le cas des fleurs à élaiophores, il n'y a coévolution entre les caractères du pollen et ceux des insectes que lorsque les glandes sont épithéliales.

Summary : In the flowers with elaiophores, there is coevolution between the characters of the pollen grains, and the ones of the insects, only when the glands are epithelials.

Danielle Lobreau-Callen, L.A. 218 du C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Si la biologie florale des Angiospermes a fait l'objet de nombreux travaux (Faegri & van der Pijl, 1966, 1979 ; Richard, 1978), la coévolution des caractères polliniques et des insectes pollinisateurs n'a été soulignée qu'à partir de 1980 chez les *Malpighiaceæ* (Lobreau-Callen, 1980, 1981, 1982) où l'on constate que :

— Les espèces les plus primitives, toutes néotropicales (sans élaiophores, anthères à déhiscence longitudinale, pollen tricolporé, réticulé à mur simplicolumellé) sont pollinisées par une série d'Hyménoptères de diverses familles (Guêpes, Mégachiles, Bourdons, « Buzz insects » (*sensu* Buchmann, 1974) : *Euglossidæ, Halictidæ, Meliponidæ, Anthophoridæ, Apidæ,* etc.) attirés par le nectar des glandes calicinales.

— Les espèces pantropicales, plus évoluées que les précédentes (sans élaiophores, anthères à déhiscence poricide liée au petit pollen abondant, para- ou syntricolporé, à tectum perforé, supracolumellaire) sont pollinisées par un nombre d'Hyménoptères réduit et présentant un faible degré d'évolution (quelques genres des *Euglossidæ, Halictidæ, Meliponidæ, Xylocopidæ, Anthophoridæ* primitives d'après Buchmann & al., 1977 ; Buchmann & Hurley, 1978 ; Thorp, 1979).

— Les espèces les plus évoluées (anthères à déhiscence longitudinale, en rapport avec le pollen de grandes dimensions relativement peu abondant, fréquemment périaperturé) ont une pollinisation différente selon la répartition géographique. Dans l'Ancien Monde, à l'exception de deux genres monospécifiques ouest-africains, la pollinisation est assurée par des Hyménoptères différenciés (ex. *Apidæ, Xylocopa*) attirés fréquemment par les glandes nectarifères calicinales et par la zygomorphie de la fleur. Le pollen a des apertures simplifiées, un tectum tendant à devenir continu et une couche infratectale devenant grenue. Dans le Nouveau Monde, les fleurs ont des élaiophores calicinaux qui attirent les insectes femelles de quatre genres d'*Anthophoridæ* adaptés à la récolte de l'huile nécessaire à l'alimentation de leurs larves (*Exomalopsini* (*Paratetrapedia*), *Tetrapediini* (*Tetrapedia*) et des *Centridini* (*Epicharis, Centris*) ; ces abeilles sont donc les seuls véritables pollinisateurs des *Malpighiaceæ* à élaiophores. Lorsque le pollen a un tectum discontinu

à couche infratectale columellaire ou granulo-columellaire, la pollinisation est généralement assurée par trois de ces genres d'Hyménoptères relativement primitifs : *Paratetrapedia*, *Tetrapedia* et *Epicharis*, exceptionnellement par le genre *Centris*, le plus évolué (Vogel, 1974 ; Neff & Simpson, 1981*a*). En revanche, lorsque le pollen est de grande taille avec un tectum continu et une couche infratectale granulo-columellaire ou grenue, la pollinisation est assurée par le seul genre *Centris*.

Si de tels phénomènes de coévolution ont pu être mis en évidence chez les *Malpighiaceæ*, il paraît intéressant d'examiner ce qui se passe dans d'autres familles où l'on retrouve des élaiophores sur les pièces florales (Vogel, 1974, 1976, 1980 ; Simpson & al., 1977 ; Buchmann & al., 1977 ; Buchmann & Buchmann, 1981). Les *Anthophoridæ* ne sont pas les seuls insectes à la recherche d'huile végétale nécessaire pour les réserves alimentaires du couvain.

LES TAXONS À ÉLAIOPHORES

Les fleurs à élaiophores sont actuellement connues dans une cinquantaine de genres appartenant à huit familles d'Angiospermes néotropicales (*Iridaceæ*, *Krameriaceæ*, *Malpighiaceæ*, *Melastomataceæ*, *Orchidaceæ*, *Scrophulariaceæ*), holartiques (*Primulaceæ*) et paléotropicales (*Cucurbitaceæ*). Ces deux dernières familles, représentées par trois genres seulement, font exception par leur répartition géographique.

La structure des élaiophores présente plusieurs grands types selon les taxons considérés.

Ce sont : 1) des glandes sécrétrices d'huile, formées par des cellules de l'épithélium fonctionnellement modifiées ou élaiophores épithéliaux situés sur le calice chez les *Malpighiaceæ*, sur la corolle chez les *Orchidaceæ* (tribu des *Oncidieæ*, *Oncidium*) et les *Krameriaceæ* (*Krameria*) ; 2) des élaiophores infraépithéliaux, situés sur le connectif des anthères chez les *Melastomataceæ* (*Mouriri*, *Votomita*) ; 3) des élaiophores formés par des poils glanduleux ou trichomes sécréteurs : élaiophores pileux situés sur la corolle chez les *Scrophulariaceæ* (*Calceolarieæ*, *Calceolaria* et *Hemimeridæ*, *Angelonia*, *Diacia*, *Jovellana*), les *Orchidaceæ* (*Oncidieæ*, *Ornithocephalus*, *Stigmatostalix*, *Zygostates*), sur les endotépales chez les *Iridaceæ* (*Alophia*, *Cypella*, *Sphenostigma*), sur le filet des étamines chez les *Primulaceæ* (*Lysimachia*), à la base de l'ovaire et sur le style chez les *Iridaceæ* (*Sisyrinchium*), ou sur les étamines et sur le pistil chez les *Cucurbitaceæ* (*Momordica* et *Thladiantha*).

LES INSECTES POLLINISATEURS DES FLEURS À ÉLAIOPHORES

Dans les genres mégathermes et mésothermes du Nouveau Monde la pollinisation est assurée par des *Anthophoridæ* appartenant aux mêmes tribus que pour les *Malpighiaceæ* : *Exomalopsini* (*Chalepogenus*, *Monoeca*, *Paratetrapedia*, *Tapinotaspis*), *Tetrapedini* (*Tetrapedia*) et *Centridini* (*Epicharis*, *Centris*). En outre, les *Apidæ*, *Euglossa* (*Euglossini*) et *Trigona* (*Meliponini*) sont avec *Paratetrapedia* (*Anthophoridæ*) les principaux insectes pollinisateurs des *Melastomataceæ*. Pour les espèces de l'Ancien Monde, la pollinisation est assurée par les *Melittidæ* (*Ctenoplectra*, *Macropis*), petites Abeilles d'une famille plus primi-

tive que celles des *Anthophoridæ* et des *Apidæ*. Chez tous ces Hyménoptères seules les femelles recherchent généralement les huiles végétales qui, associées au pollen, paraissent nécessaires à la nourriture de leurs larves. Deux exceptions toutefois : 1, les deux insectes *Euglossa* et *Trigona* qui ne sont pas adaptés à la récolte d'huile végétale et ne semblent pas utiliser cette huile pour leurs larves ; 2, les élaiophores des *Melastomataceæ* qui ont une structure particulière et différente de celle observée dans tous les autres groupes botaniques (Buchmann & Buchmann, 1981), secrètent une huile végétale toxique pour les insectes (Neff & Simpson, 1981*b*) ; d'ailleurs ceux qui la récoltent, la séparent du pollen et ne paraissent pas l'utiliser pour les réserves alimentaires des larves.

LES CARACTÈRES POLLINIQUES DES FLEURS À ÉLAIOPHORES

Ornementation : souvent réduite ou nulle.

Dimensions : lorsque les fleurs ont des glandes épithéliales, les eumonades ont de grandes dimensions et sont entourées d'une couche de « pollencoat » peu adhésive (genres évolués des *Malpighiaceæ*) ; sinon, le pollen a de petites dimensions et deux cas se présentent alors : les grains peuvent être en eumonades et rester associés entre eux par une couche de « pollencoat » particulièrement adhésive (*Krameriaceæ*), ou ils peuvent être groupés en tétrades soudées en pollinies (*Orchidaceæ*). Par comparaison, il semble que les grains de petites dimensions soient associés par un phénomène de compensation rendant équivalente leur masse pollinique à celle des grains isolés à fort diamètre (et réciproquement). La pollinisation est assurée presqu'exclusivement par les insectes du genre *Centris*, le plus hautement différencié et spécialisé à la récolte de l'huile végétale.

Font exception quelques genres peu évolués de Malpighiacées où les eumonades ont de petites dimensions et restent isolées. On y distingue 2 cas :

1. La déhiscence des étamines est longitudinale (*Malpighiaceæ* ex. *Byrsonima*) et la pollinisation est due à de nombreux insectes de tous niveaux évolutifs, tous plus ou moins différenciés pour la récolte de l'huile.

2. La déhiscence des étamines est poricide (*Malpighiaceæ* ex. *Galphimia* sect. *Cosmogalphimia*) et la pollinisation est assurée par des insectes adaptés à l'extraction du pollen de telles étamines, mais peu ou pas à la récolte d'huile végétale.

Lorsque les élaiophores sont infraépithéliaux (*Melastomataceæ*), le pollen est de petite taille et la pollinisation, comme dans ce deuxième cas, est assurée par les « buzz » insectes adaptés à l'extraction du pollen des anthères à déhiscence poricide (Buchmann & Buchmann, 1981).

Lorsque les fleurs ont des élaiophores pileux, le pollen a, soit de grandes dimensions (*Cucurbitaceæ*), soit de petites dimensions en étant isolé (*Scrophulariaceæ*) ou groupé (*Orchidaceæ*), quel que soit le niveau évolutif des insectes pollinisateurs adaptés à la récolte de l'huile végétale (ex. *Centris* sur les *Scrophulariaceæ*).

En conclusion, dans le cas où les élaiophores sont des glandes de l'épithélium, il existe une corrélation entre les caractères dimensionnels du pollen et le niveau évolutif des insectes pollinisateurs, alors qu'aucun rapport ne peut être mis en évidence lorsque les élaiophores sont des poils glanduleux.

STRUCTURE

A. — *Familles à élaiophores épithéliaux.*

1. Chez les *Malpighiaceæ*, nous avons vu qu'il y a coévolution entre les caractères du pollen et les insectes pollinisateurs.

2. Chez les *Krameriaceæ*, famille strictement sud-américaine, uniquement sur sol tertiaire et probablement récemment diversifiée, la pollinisation est uniquement assurée par le genre *Centris* (SIMPSON & al., 1977). Les fleurs sont zygomorphes ; le pollen est tricolporé ou poré ; le tectum strié est continu et repose sur une couche infratectale granulo-columellaire ou grenue, réduite, parfois absente (pollens porés) ; la sole est discontinue ou plus fréquemment absente (grains porés) ; l'endexine très épaisse (LARSON, 1964 ; SIMPSON & SKVARLA, 1981) compense l'absence de sole, caractère fréquent chez les Polygalales.

La pollinisation par le seul genre *Centris*, hautement spécialisé, est donc accompagnée par un pollen où la couche infratectale est grenue et l'endexine très fortement développée comme chez les *Malpighiaceæ*.

B. — *Famille à élaiophores infraépithéliaux.*

Chez les *Melastomataceæ*, la pollinisation est assurée par divers insectes Apoïdes, mais contrairement aux cas précédents, la recherche d'huiles végétales n'est pas liée à la nutrition des larves.

Le pollen est colporé ; le tectum, microrugulé, repose sur une couche infratectale très finement columellaire chez *Mouriri*.

Ainsi chez les genres à élaiophores épithéliaux et infraépithéliaux, la structure exinique du pollen n'est totalement modifiée (tectum continu, couche infratectale grenue) que lorsqu'il y a pollinisation par un seul genre d'abeille spécialement adapté à la récolte de l'huile ; en rapport avec cette adaptation, les grandes dimensions des masses polliniques (grains isolés ou groupés) et les élaiophores souvent complexes et anastomosés entre eux.

C. — *Familles dont les élaiophores sont pileux.*

1. Chez les *Scrophulariaceæ*, le pollen est tricolporoïdé ou tricolporé, ornementé d'un réseau à mur simplicolumellé, que les fleurs soient pollinisées par *Tapinotaspis* (*Calceolaria p.p.*) ou par *Centris* (*Calceolaria p.p.*, *Diacia*, *Angelonia*, *Jovellana*).

2. Chez les *Iridaceæ*, dans la majorité des cas, les fleurs sont pollinisées par les *Exomalopsini* et ce n'est que dans le genre *Cypella* que *Centris* intervient comme étant l'un des insectes pollinisateurs. Comme dans beaucoup d'*Iridaceæ*, le pollen est monocolpé, réticulé et le mur est simplicolumellé.

3. Chez les *Primulaceæ* (*Lysimachia*), lorsqu'il n'y a pas autogamie et que la fleur présente des élaiophores, la pollinisation est assurée par une abeille microtherme du genre *Macropis*. Le pollen est colporé, a un tectum perforé, une couche infratectale columellaire et une nexine où l'endexine est relativement épaisse (Nowicke & Skvarla, 1975). La structure de l'exine ne diffère pas de celle des grains des autres taxons affines, tous dépourvus d'élaiophores.

4. Chez les *Cucurbitaceæ* de Malaisie et d'Afrique du Sud, à fleurs avec des trichomes sécréteurs d'huile, la pollinisation est assurée par l'abeille primitive *Ctenoplectra*. Le pollen est colporé et de très grandes dimensions ; l'exine est réticulée et la couche infratectale columellaire, comme c'est le cas chez de nombreuses *Cucurbitaceæ*. Chez d'autres genres à fleurs sans élaiophores, chez *Cucurbita* par exemple, la pollinisation est assurée par les deux Abeilles oligolectiques (*Xenoglossa* et *Peponapis* (*Anthophoridæ*), Knuth, 1905 ; Vogel, 1980) ; le pollen est tecté, échinulé, de grande taille et la couche infratectale est columellaire.

Ainsi, le manque de corrélations dans l'ensemble de ces taxons à fleurs à trichomes sécréteurs d'huile, montre que l'adaptation à la pollinisation par des insectes bien définis n'entraîne pas de modification structurale de l'exine du pollen.

D. — *Famille dont les élaiophores sont les uns pileux, les autres épithéliaux.*

C'est le cas des *Orchidaceæ*, où la pollinisation est spécialisée (van der Pijl & Dodson, 1966).

Seuls quatre genres de la sous-famille des *Vandæ* tribu des *Oncidieæ* ont des fleurs adaptées à la pollinisation par les Hyménoptères récoltant de l'huile végétale. Selon Schill & Pfeiffer (1977) les tendances évolutives polliniques pour l'ensemble de la famille consistent : en la réduction et la perte de l'ornementation, le tectum perforé des monades externes devenant continu et imperforé ; en la transformation de la couche infratectale columellaire (*Neottidæ*) qui est remplacée par une structure grenue, la perte de la structure de la sole massive, qui devient feuilletée, puis finit par disparaître. Dans les *Oncidieæ*, les monades externes sont tectées, le tectum plus ou moins lisse repose sur une couche infratectale grenue et la sole est absente. Le pollen est donc hautement différencié.

Chez *Oncidium*, pollinisé par le genre *Centris*, les élaiophores sont épithéliaux ; les pollinies ont généralement de grandes dimensions, le tectum des monades externes est continu, finement verruqueux ou microfovéolé. Cet aspect du tectum est comparable à celui observé chez les *Malpighiaceæ* à élaiophores épithéliaux complexes. Par contre chez les genres *Ornithocephalus*, *Stigmatostalix* et *Zygostates*, pollinisés par les *Exomalopsini*, les élaiophores sont pileux ; les pollinies sont relativement petites, l'exine des monades externes est microperforée (discontinue). Ces Orchidées à élaiophores pileux sont donc celles qui ont les caractères polliniques les moins évolués ; ce sont également celles qui sont pollinisées par les *Anthophoridæ* les plus primitives ; les Orchidées à élaiophores épithéliaux sont, par opposition, celles qui ont les caractères polliniques les plus évolués et aussi celles qui sont pollinisées par les *Anthophoridæ* les plus différenciées.

Le caractère élaiophores pileux apparaît donc comme étant moins évolué que celui de nature épithéliale. Par comparaison, on peut alors penser que les fleurs à trichomes

sécréteurs d'huile des autres familles seraient moins évoluées que celles qui possèdent des glandes à huile épithéliales. Cette déduction est en accord avec celle déjà formulée par Neff & Simpson (1981*a*) en utilisant d'autres données (entomologiques).

Les fleurs à trichomes sécréteurs d'huile, donc ayant un système glandulaire peu différencié sont celles dans lesquelles la coadaptation pollen-insectes n'apparaît pas ; il n'y a pas de modification de l'exine du pollen malgré la pollinisation par les insectes vibrants telles les *Anthophoridæ,* principalement la tribu des *Exomalopsini* chez les Monocotylédones et celle des *Centridini* pour les Dicotylédones gamopétales (donc relativement différenciées).

Par contre les fleurs à élaiophores épithéliaux, donc avec un système de sécrétions huileuses bien différencié sont celles dans lesquelles l'évolution des caractères exiniques apparaît clairement. Cette dernière n'affecte que l'ectexine et se fait dans le même sens quelle que soit la famille : alors qu'il y a augmentation du degré de complexité des élaiophores situées de plus en plus loin des pièces florales reproductrices (pétales entièrement transformés des *Krameriaceæ,* face externe des sépales des *Malpighiaceæ*), la pollinisation est de plus en plus spécialisée, jusqu'à être adaptée à un seul agent hautement différencié ; le pollen est de plus en plus gros et peu abondant ou reste associé en amas avec une assez forte quantité de monades ou d'eumonades ; la structure exinique se modifie en devenant plus massive, le tectum étant continu, la couche infratectale grenue, la nexine réduite à une seule couche ou totalement absente, le tectum étant alors particulièrement épais.

En conclusion chez les fleurs à élaiophores, les variations des caractères du pollen (ectexine) paraissent donc corrélatives de celles du système de production d'huile. Il n'y a coévolution insecte pollinisateur-pollen, qu'à partir du moment où la fleur commence à présenter des caractères attractifs suffisamment élaborés quant à la sécrétion d'huile (élaiophores épithéliaux).

BIBLIOGRAPHIE

Buchmann, S. L., 1974. — Buzz pollination of Cassia quiedondilla (Leguminosæ) by bees of the genera Centris and Melipona. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.* 73 (3) : 171-173.

Buchmann, S. L. & Buchmann, M. D., 1981. — Anthecology of Mouriri myrtillioides (Melastomataceæ : Memecyleæ) an oil flower in Panama. *Reproductive Botany* : 7-24.

Buchmann, S. L. & Hurley, J. P., 1978. — A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. *J. Theort. Biol.* 72 : 639-657.

Buchmann, S. L., Jones, C. E. & Colin, L. J., 1977. — Vibratile pollination of Solanum douglasii and S. xanti (Solanaceæ) in Southern California. *Wasmann J. Biol.* 35 (1) : 1-39.

Faegri, K. & van der Pijl, L., 1966. — *The principles of pollination ecology,* Pergamon Press, Oxford.

Faegri, K. & van der Pijl, L., 1979. — *The principles of pollination ecology,* 3e éd., Pergamon Press, Oxford.

Knuth, P., 1895-1905. — *Handbuch der Blütenbiologie,* I-III, 2. Engelmann, Leipzig.

Larson, D. A., 1964. — Further electron microscopic studies of exine structure and stratification. *Grana palynologica* 5 (3) : 265-276, 8 pl. h.-t.

Lobreau-Callen, D., 1980. — Le problème de l'origine des Angiospermes en rapport avec la pollinisation. *Coll. Sci. Intern. « Origine des Angiospermes et rapports avec les insectes pollinisateurs »*, Tananarive, Madagascar, 15 p. ronéo., 1 pl.

Lobreau-Callen, D., 1981. — Palynologie et Paléobotanique des Malpighiaceæ. Congrès A.P.L.F., Palynologie et Paléobotanique, Genève, 30 sept.-3 oct. 1981, *Résumé* : 3 et *Paléobiologie, Genève* (sous presse).

Lobreau-Callen, D., 1982. — Analyse de la répartition géographique des Malpighiaceæ d'après les caractères du pollen et de la pollinisation. *A.E.T.F.A.T. congress*, Pretoria, 18-23 janv. 1982, *Synopses* : 31 et *Bothalia* (sous presse).

Neff, J. L. & Simpson, B. B., 1981*a*. — Oil-collecting structures in the Anthophoridæ (Hymenoptera) : Morphology, function and use in systematics. *J. Kansas Entomol. Soc.* 54 (1) : 95-123.

Neff, J. L. & Simpson, B. B., 1981*b*. — Floral rewards : alternatives to pollen and nectar. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 68 : 301-322.

Nowicke, J. W. & Skvarla, J. J., 1977. — Pollen morphology and the relationship of the Plumbaginaceæ, Polygalaceæ and Primulaceæ to the order Centrospermæ. *Smithsonian Contrib. to Bot.* 37, 64 p.

Richards, 1978. — *The pollinisation of flowers by insects*, Academic Press, London.

Schill, R. & Pfeiffer, W., 1977. — Untersuchungen an Orchideen-pollinien unter besonderer Berücksichtigung ihrer Feinskulturen. *Pollen et Spores* 19 (1) : 5-118.

Simpson, B. B., Neff, J. L. & Seigler, D., 1977. — Krameria, free fatty acids and oil-collecting bees. *Nature* 267 : 150-151.

Simpson, B. B. & Skvarla, J. J., 1981. — Pollen morphology and ultrastructure of Krameria (Krameriaceæ) utilitying questions of intrafamilial and interfamilial classification. *Am. J. Bot.* 68 (2) : 277-294.

Thorp, R. W., 1979. — Structural, behavioral and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 66 : 788-812.

van der Pijl, L. & Dodson, C. H., 1966. — *Orchid flowers, their pollination and evolution*, Uni. Miami Press, 214 p.

Vogel, S., 1974. — Ölblumen und öisammelnde Bienen. *Reihe tropische und subtropische Pflanzenwelt* 7. Franz Steiner Verlag, Wiesbaden, 267 p.

Vogel, S., 1976. — Lysimachia : Ölblumen der Holarktis. *Naturwissenschaften* 63 : 44-45.

Vogel, S., 1980. — Florengeschichte im Spiegel blütenökologischer Erkenntnisse. *Rheinisch-Wesfälische Akad. der Wiessensch, Vorträge* 291 : 7-48.

L.A. 218 du C.N.R.S.
et Laboratoire de Phytomorphologie
de l'É.P.H.É.

ADDENDUM

Alors que ce travail était déjà sous presse, deux nouvelles données ont été portées à notre connaissance et méritent d'être mentionnées.

1. — R. Desmier de Chenon, entomologiste que je remercie très vivement pour sa communication, me signale avoir capturé de nombreux individus des quatre genres d'*Anthophoridæ* pollinisateurs des *Malpighiaceæ* en Amérique du Sud et une espèce de l'un de ces genres, par ailleurs strictement néotropicaux, en Afrique de l'Ouest : *Paratetrapedia sp.*

Or cet apoide n'est connu en Afrique que dans les régions où les deux seules espèces de *Malpighiaceæ* à fleurs à élaiophores (*Stigmatophyllum ovatum* et *Heteropterys leona*) sont représentées. En outre, comme dans le cas des *Malpighiaceæ* américaines pollinisées par les insectes du même genre *Paratetrapedia* dont le niveau évolutif est peu élevé parmi les *Anthophoridæ*, le pollen est tecté avec un tectum discontinu (perforé, plus ou moins verruqueux — *Heteropterys* —) et la couche infratectale est columellaire.

Cette observation confirme bien les caractères coévolutifs des deux données insectes pollinisateurs — pollen, malgré la disjonction de l'aire de répartition des *Malpighiaceæ*.

2. — Seigler, Simpson & Neff (*in* Simpson & Neff, 1981) viennent de mettre en évidence un nouveau genre sud américain à fleurs à élaiophores : *Nierenbergia sp.* (Solanacées). Les glandes à huile sont portées par des poils et sont donc des trichomes glanduleux. La déhiscence des étamines est longitudinale. Le pollen, relativement de grandes dimensions pour la famille est tricolporé, striato-réticulé et présente une épaisse couche de pollencoat ; la couche infratectale est columellaire.

Ce genre néotropical est pollinisé par deux insectes des *Anthophoridæ* de différents niveaux évolutifs : relativement bas, *Tapinotaspis spp.* (*Exomalopsini*) et élevé, *Centris spp.* (*Centridini*).

Comme dans les autres cas de fleurs à élaiophores portés par des trichomes, il y a donc simplement adaptation de divers insectes à collecter l'huile végétale sécrétée par les glandes florales ; mais il n'y a pas coévolution insecte pollinisateur-pollen.

Simpson, B. B. & Neff, J. L., 1981. — Floral rewards : alternatives to pollen and nectar. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 68 : 301-322.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 213-221.

Les cellules perforées des rayons ligneux chez les Euphorbiacées

B. Giraud

Résumé : Des cellules perforées des rayons ligneux ont été observées et localisées dans de nombreux genres de la famille des Euphorbiacées. Les différents types de perforation rencontrés sont étudiés et comparés aux types de perforation des éléments vasculaires. Cela conduit à poser le problème de leur importance systématique et de leur signification sur le plan évolutif.

Summary : Perforated ray cells, in the course of a study about *Euphorbiaceæ* woods have been observed. They have been found in many taxa. Types of cell perforation have been described and compared with the types of vessel perforation. That leads to the problem of their systematic importance.

Bernadette Giraud, Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre & Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

L'existence des cellules perforées des rayons ligneux a été révélée en 1933 par les travaux de Chalk & Chattaway. Rappelons qu'il s'agit de cellules constitutives de rayons ligneux d'une taille supérieure à celle des cellules normales des rayons et portant des perforations sur leurs faces radiales. Lorsque deux vaisseaux se trouvent séparés par un rayon ligneux, ces cellules établissent entre les vaisseaux une communication horizontale. Elles se trouvent donc au niveau des cloisons terminales des éléments de vaisseaux, reliant ainsi les travées vasculaires axiales voisines.

Leur présence dans des familles très diverses fut signalée en 1933 par Chalk & Chattaway, puis en 1973 par McLean & Richardson. Ces derniers ont trouvé également leur équivalent dans les éléments du phloëme secondaire (cellules perforées des rayons libériens).

Très courantes chez certaines familles, notamment les Olacacées (Boureau, 1957), les Rubiacées (McLean & Richardson, 1973), les Annonacées (Botosso & Gomes, 1982), leur présence chez les Euphorbiacées est donnée comme occasionnelle. Metcalfe & Chalk (1950) les localisent dans les genres *Aporosa*, *Bridelia*, *Drypetes*, *Blachia*, *Microdesmis* et *Necepsia*. Stern (1967) les retrouve chez certaines *Cluytieæ* : *Cnidoscolus* et *Dimorphocalyx*. Elles sont décrites par McLean & Richardson (1973) chez *Antidesma platyphyllum* et par Nazma, Sundarsivarao & Vijendrarao (1981) chez *Drypetes roxburghii*. La présente étude montre que les cellules perforées des rayons ligneux se rencontrent beaucoup plus fréquemment chez les Euphorbiacées.

Tableau 1 : Bois d'Euphorbiacées examinés : distribution des cellules perforées des rayons ligneux (+ = présentes ; — = absentes).

Matériel étudié	N° de collection C.T.F.T.	Provenance	Cellules perforées
Alchornea brachygyna Pax & Hoff.	22901	Brésil	—
A. cordifolia Muell. Arg.	17608	Cameroun	—
A. costaricensis Pax & Hoff.	14033	Panama	+
Alchorneopsis floribunda Muell. Arg.	18225	Brésil	—
Aleurites moluccana Willd.	6161	Nouvelle-Calédonie	—
Amanoa caribæa Kr. & Urb.	4723	Guadeloupe	—
A. guyanensis Aubl.	8054	Guyane	—
Anthostema aubryanum Baill.	15658	Gabon	—
Aparisthmium cordatum Baill.	22006	Équateur	+
Aporosa roxburghii Baill.	20935	Bengla Desh	+
Baccaurea deflexa Muell. Arg.	18435	Sumatra	+
B. sapida J.	3226	Indochine	+
Baloghia lucida Endl.	13934	Australie	+
Bridelia ferruginea Benth.	22174	Angola	+
B. grandis P. & Hutch.	16978	Côte d'Ivoire	+
B. pervilleana Baill.	13753	Madagascar	—
B. retusa Spreng.	17775	Indes	+
B. scleroneura Muell. Arg.	22177	Angola	+
B. tulasneana Baill.	13217	Madagascar	—
Caryodendron amazonicum Ducke	21255	Équateur	—
Chætocarpus schomburgkianus Pax & Hoff.	23167	Venezuela	—
Cleidion prealtum Croizat	22761	Brésil	+
Cleistanthus collinus Hook. f.	12463	Indes	+
C. kasaiensis J. Léonard	19865	R. Congo	+
Conceveiba simulata Steyerm.	22795	Brésil	—
Croton louveli Leandri	13758	Madagascar	+
C. matourensis Aubl.	4682	Surinam	—
C. mutisianus H.B.K.	22010	Équateur	—
C. olingandrus Hutch.	15730	Gabon	—
Drypetes variabilis Vitt.	9327	Guyane	+
Elæophorbia grandifolia Stapf	19818	R. Congo	+
Euphorbia candelabrum Trém.	21740	Angola	+
Excæcaria agallocha L.	11974	Indes	+
Glycydendron amazonicum Ducke	18234	Brésil	—
Hieronyma alchorneoides Allem.	8279	Équateur	+
H. andina Pax & Hoff.	23538	Équateur	+
H. chocoensis Cuatr.	21312	Équateur	+
Hura crepitans L.	22074	Guyane	—
Jatropha curcas L.	11223	Bolivie	+
J. mahafalensis Jum. & H. Perr.	13763	Madagascar	+
Mabea argutissima Croizat	22068	Équateur	+
N. nitida Benth.	18226	Brésil	—
Maprounea guianensis Aubl.	4407	Surinam	—
Mareya micrantha Muell. Arg.	20487	Côte d'Ivoire	—
Micrandra elata Muell. Arg.	17477	Pérou	—
M. spruceana R. Schultes	16221	Pérou	—
Nealchornea japurensis Huber	22751	Brésil	—
Oldfieldia africana Benth. & Kook. f.	23825	R. Congo	—
Pera glabrata Baill.	4646	Surinam	+
Protomegabaria stapfiana Hutch.	24387	Côte d'Ivoire	—
Richeria racemosa Pax & Hoff.	22814	Brésil	+
Securinega capuronii Leandri	13773	Madagascar	—
S. durissima Gmel.	23357	Iles Maurices	—
S. samoana Croizat	18035	Wallis-Futuna	—

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les échantillons étudiés, d'origine cosmopolite, ont été sélectionnés parmi les très nombreux bois de la xylothèque du Centre Technique Forestier Tropical de Nogent-sur-Marne, France (Tabl. 1). Ils correspondent normalement à la partie adulte du bois d'Euphorbiacées ligneuses à port arbustif ou arborescent.

Des petits cubes, prélevés de ces échantillons, ont été débités au microtome à glissière en coupes minces de 15 à 20 µm, suivant les trois plans classiques de l'étude microscopique du bois. Ces coupes minces colorées au vert d'iode ont été montées dans de l'Euparal. L'étude microscopique a été complétée par l'observation des éléments du bois dissociés. Les macérations chimiques ont été réalisées en utilisant un mélange à parts égales d'acide chromique et d'acide nitrique.

L'estimation des dimensions de vaisseaux est basée sur les normes préconisées par BOUREAU (1957), les qualificatifs attribués aux diverses grandeurs exprimées étant les suivants : éléments de vaisseaux assez courts pour des longueurs comprises entre 250 et 350 µm, moyens entre 350 et 800 µm, assez longs de 800 à 1100 µm et très longs de 1100 à 1900 µm ; éléments de vaisseaux de petit diamètre de 50 à 110 µm, d'un diamètre moyen de 100 à 200 µm et assez grands à très grands d'un diamètre tangentiel compris respectivement entre 200 à 300 µm et 300 à 400 µm.

RÉSULTATS

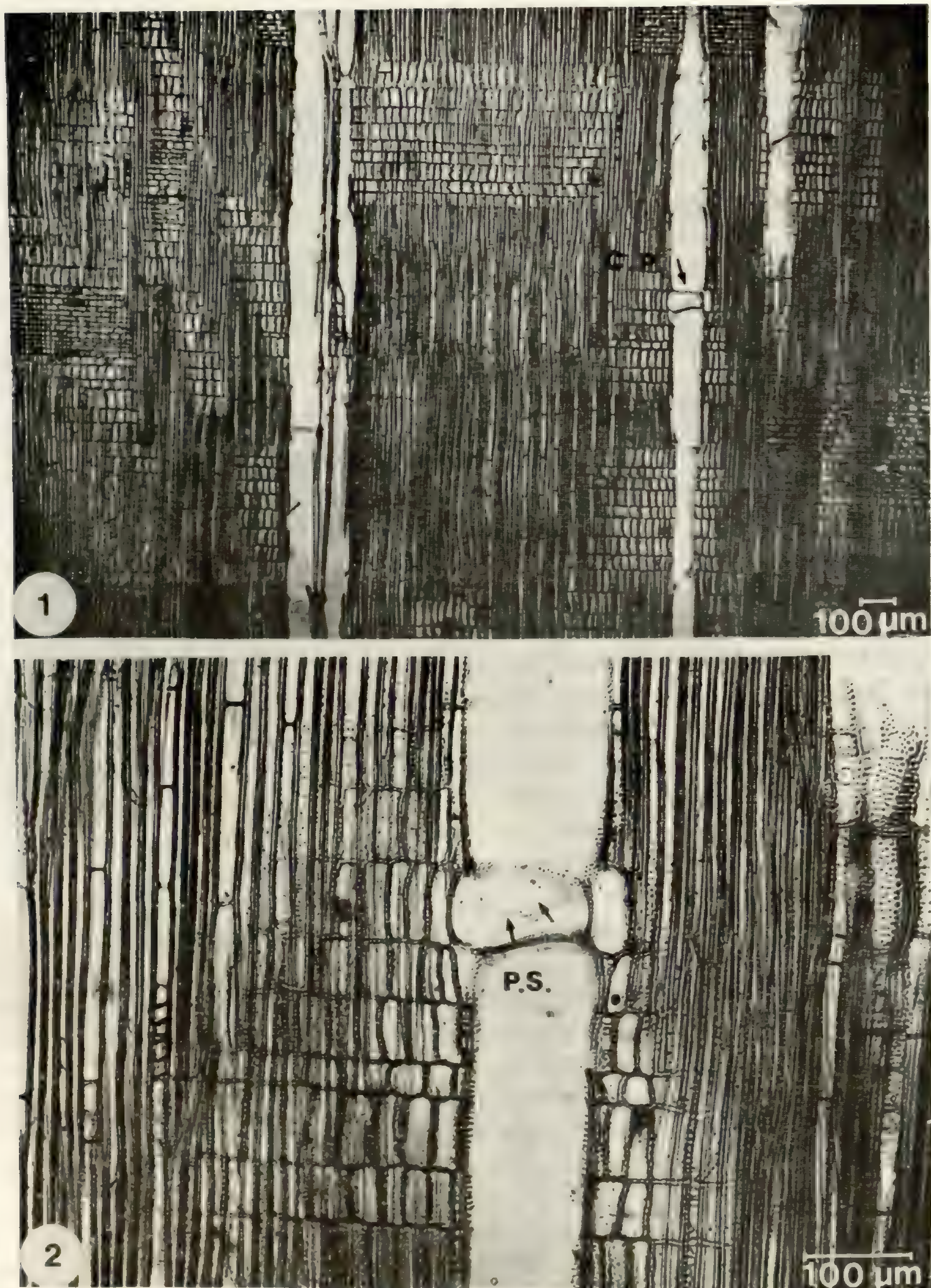
Les cellules perforées des rayons ligneux sont présentes dans 26 espèces sur les 54 observées. Selon McLEAN & RICHARDSON ce type de cellule se rencontre plus fréquemment chez les plantes arbustives ; cette tendance ne se retrouve pas chez les Euphorbiacées où l'on peut dénombrer parmi les espèces concernées autant d'arbres de première grandeur que d'arbres de taille plus réduite et d'arbustes.

Les espèces citées dans cet article ne présentent pas de connexions radiales intervasculaires comparables à celles décrites par VAN VLIET (1976) chez les Combrétacées ou par BOTOSSO & GOMES (1982) chez les Annonacées sous l'appellation de « radial vessels ». Chez les Euphorbiacées il s'agit de « perforated ray cells » selon la terminologie anglo-saxone. Les perforations se trouvent situées uniquement sur les faces radiales (Pl. 1, *1*, *2* ; 2, *1*, *2*).

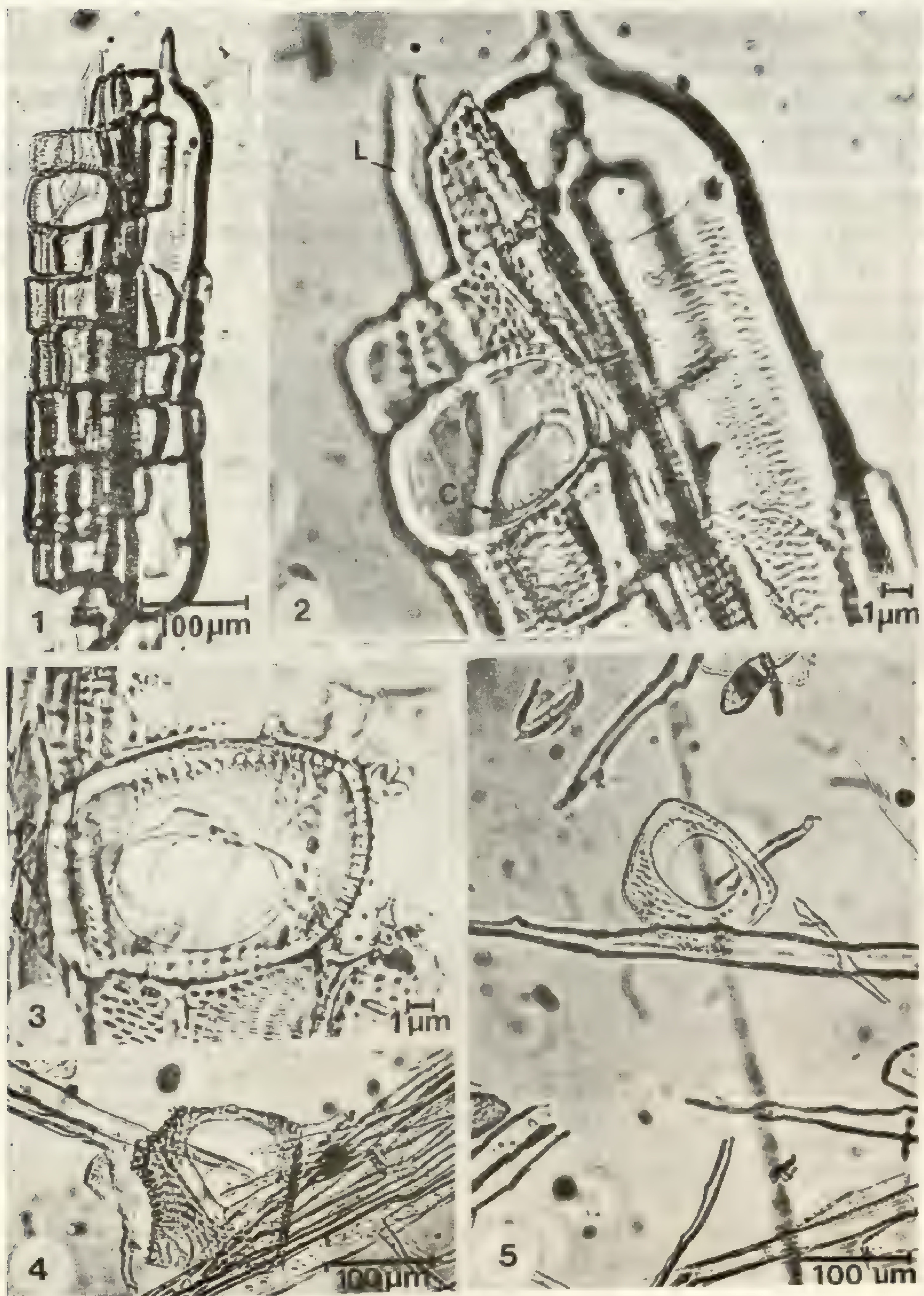
Les cellules perforées des rayons ligneux sont de forme rectangulaire et se distinguent nettement des éléments de vaisseaux de taille réduite qui ont des formes plus effilées avec toujours des languettes terminales (Pl. 4, *2-4*). Leurs parois portent les mêmes ponctuations aréolées que les parois des vaisseaux (Pl. 3, *2*).

Les rayons ligneux des Euphorbiacées sont très hétérogènes (sauf chez *Hura* et *Androstachys*). Cette hétérogénéité est réalisée de plusieurs façons à partir de quatre types cellulaires : des cellules très couchées radialement, des cellules couchées (moins longues que les précédentes), des cellules carrées et des cellules dressées. Suivant l'espèce et même parfois suivant l'échantillonnage, l'un de ces types cellulaires peut manquer. On remarquera cependant que les cellules perforées des rayons ligneux se trouvent toujours situées dans les files des cellules dressées (Pl. 1, *1*, *2*), plus rarement au niveau des cellules carrées chez *Pera glabrata*.

On remarque que les cellules perforées se rencontrent plus souvent dans des rayons plurisériés que dans des rayons exclusivement unisériés. On peut noter semble-t-il l'existence d'une relation entre la densité des rayons ligneux et la présence de cellules perforées.



Pl. 1. — Plan radial de **Croton louveli** Leandri : **1**, observer l'hétérogénéité cellulaire des rayons ligneux ; noter la présence d'une cellule perforée au niveau des cellules dressées d'un rayon ligneux (c.p.), × 340 ; **2**, cette cellule particulière du rayon porte des perforations simples (p.s.) sur ses faces radiales, × 132.



Pl. 2. — Dissociations présentant des cellules perforées des rayons ligneux à perforations simples : **1-2, Cleistanthus collinus** Hook. f. ; fragment de rayon ligneux accolé à des éléments de vaisseaux ; une cellule de ce rayon communique avec l'un des éléments de vaisseaux (dont on distingue la cloison (Cl) et la languette (L) termi ıal.s) par des perforations si:nples ; **3, Cleistanthus collinus** Hook. f. ; **4, Jatropha curɜas** L. ; **5, Jatropha mahafalensis** J. & H. Perr. (1, 4, 5, × 132 ; 2, 3, × 340).

Les cellules perforées sont présentes surtout dans des plans ligneux à faible densité de rayons ligneux, souvent inférieure à 10 rayons par mm tangentiel.

Chez les Euphorbiacées les perforations des éléments de vaisseaux sont simples dans de nombreux genres, cependant, il n'est pas rare de trouver ces types de perforations associés à des perforations scalariformes, des perforations réticulées, des perforations de type intermédiaire entre le type scalariforme et réticulé ou des formes vestigiales rappelant les types précités (Giraud, 1981).

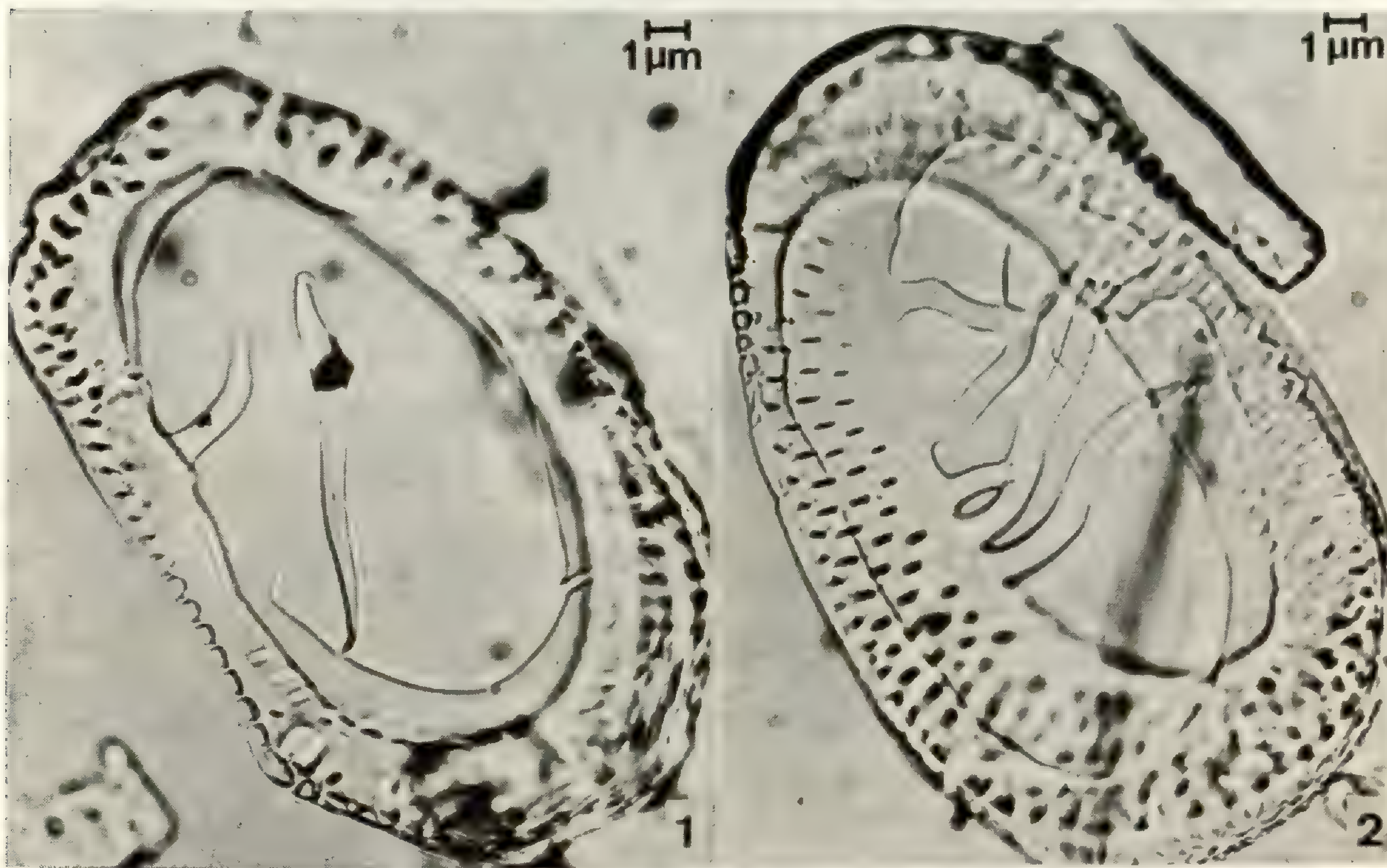
Les cellules perforées des rayons ligneux portent des perforations de types semblables : simples (Pl. 2, *1-5*), réticulés (Pl. 4, *1*) ou vestigiales (Pl. 3, *1*, *2*). Le type scalariforme n'a pas été observé chez les espèces recensées. Dans le cas général, on peut remarquer un rappel des types de perforations vasculaires chez les cellules perforées. Le tableau 2 montre cette particularité : si les perforations des vaisseaux sont simples, celles des cellules le sont également ; si les perforations des vaisseaux sont de différents types, celles des cellules présentent les mêmes tendances, à l'exception toutefois du type scalariforme qui, même présent chez les vaisseaux, ne se retrouve jamais chez les cellules. C'est le cas précis de *Baccarea deflexa*, *B. sapida*, *Bridelia ferruginea* et *Drypetes variabilis*.

Tableau 2 : Perforations des éléments de vaisseaux (types et pourcentages) et types de perforations des cellules des rayons.

Espèces	Perforations — éléments de vaisseaux S.	Sc.	R.	(Sc. + R.)	V.	Cellules des rayons
Alchornea costaricensis	94	0	0	0	6	Simples et Vestigiales
Aparisthmium cordatum	100	0	0	0	0	Simples
Aporosa roxburghii	88	4	4	3	0	Simples et Réticulées
Baccaurea deflexa	80	10	0	0	10	Simples
B. sapida	41	28	0	0	31	Simples
Baloghia lucida	100	0	0	0	0	Simples
Bridelia ferruginea	98	0	0	0	2	Simples
B. grandis	95	0	0	0	5	Simples et Vestigiales
B. retusa	100	0	0	0	0	Simples
B. scleroneura	100	0	0	0	0	Simples
Cleidion prealtum	100	0	0	0	0	Simples
Cleistanthus collinus	100	0	0	0	0	Simples
C. kasaiensis	100	0	0	0	0	Simples
Croton louveli	100	0	0	0	0	Simples
Drypetes variabilis	83	17	0	0	0	Simples
Elæophorbia grandifolia	100	0	0	0	0	Simples
Euphorbia candelabrum	100	0	0	0	0	Simples
Excœcaria agallocha	100	0	0	0	0	Simples
Hieronyma alchorneoides	58	27	1	0	12	Simples et Vestigiales
H. andina	53	25	1	1	19	Simples et Vestigiales
H. chocoensis	84	0	0	0	16	Simples et Vestigiales
Jatropha curcas	100	0	0	0	0	Simples
J. mahafalensis	100	0	0	0	0	Simples
Mabea argutissima	100	0	0	0	0	Simples
Pera glabrata	100	0	0	0	0	Simples
Richeria racemosa	78	0	3	3	13	Simples et Vestigiales

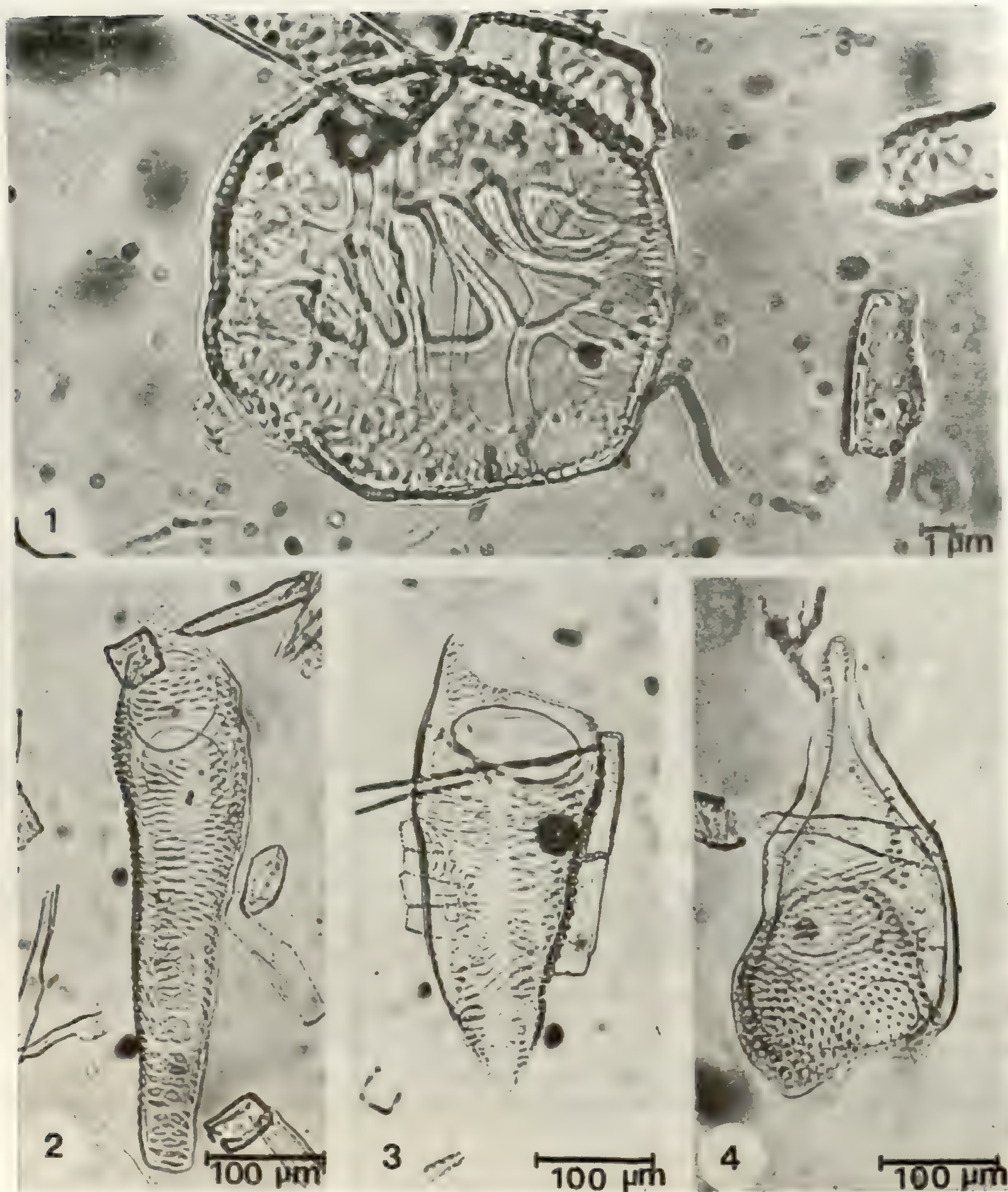
Légendes : % de perforations simples (S.) ; scalariformes (Sc.) ; réticulées (R.) ; 1/2 scalariformes — 1/2 réticulés (Sc. + R.) ; vestigiales (V.).

C'est principalement dans les bois dont les éléments vasculaires ont un petit diamètre et une longueur moyenne que l'on retrouve ces sortes de cellules dans les rayons ligneux. Le rapport de la longueur des fibres à celle des éléments de vaisseaux (Baretta-Kuipers, 1976) est un indice d'évolution. Un bois est d'autant plus primitif que la valeur de ce rapport se rapproche de l'unité. Les bois sans cellules perforées ont pour la plupart un rapport qui est de l'ordre de 1,6. Les bois avec cellules perforées ont un rapport souvent supérieur (1,9 à 2,8 et parfois plus). Ce qui laisse à penser que la présence de cellules perforées dans les rayons ligneux pourrait être considérée comme un indice d'évolution.



Pl. 3. — Dissociations présentant des cellules perforées chez **Alchornea costaricensis** Pax & Hoff. ; les faces radiales des cellules portent des types différents de perforations : **1**, la face radiale au premier plan porte une perforation simple, l'autre face une perforation vestigiale ; **2**, perforation simple sur la face au premier plan, perforation vestigiale de type réticulé sur l'autre face ; observer sur la paroi de cette cellule les ponctuations aréolées contiguës. (× 340).

L'étude anatomique en cours sur les bois d'Euphorbiacées permettra peut-être d'apporter plus de précision concernant l'incidence d'un tel caractère sur la distinction de séries évolutives dans cette importante famille. Si l'on se reporte à la classification proposée par Webster (1975), on remarque que les cellules perforées sont plus fréquentes chez les Phyllanthoidées.



Pl. 4. — **1**, cellule de rayon ligneux perforée à perforations de type réticulé chez **Aporosa roxburghii** Baill., × 340 ; **2**, **3**, éléments de vaisseaux de petites dimensions chez **Jatropha mahafalensis** J. & H. Perr., × 132 ; **4**, *idem*, chez **Excœcaria agallocha** L., × 132.

BIBLIOGRAPHIE

Baretta-Kuipers, T., 1976. — Comparative wood anatomy of Bonnetiaceæ-Theaceæ-Guttiferæ. In *Wood Structure in Biological and Technological Research, Leiden, Bot. ser.* 3 : 76-101.

Boureau, E., 1957. — *Anatomie végétale*, P.U.F., t. III, Paris.

Botosso, P. C. & Gomes, A. V., 1982. — Radial vessels and series of perforated ray cells in Annonaceæ. *I.A.W.A. Bulletin*, n.s., 3 (1) : 39-44.

Chalk, L. & Chattaway, M. M., 1933. — Perforated ray cells. *Proc. Roy. Soc.* (B) 113, nº B 780 : 82-92.

Giraud, B., 1981. — Structure des perforations des éléments de vaisseaux dans le genre Hieronyma Allem. (Euphorbiaceæ). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 3, section B, *Adansonia*, nº 1 : 95-104.

Hutchinson, J., 1969. — Tribalism in the family Euphorbiaceæ. *Amer. J. Bot.* 56 (7) : 738-758.

McLean, J. D. & Richardson, R. E., 1973. — Vascular ray cells in woody stems. *Phytomorphology* 23, nº 1-2 : 59-64.

Metcalfe, C. R. & Chalk, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons.* Vol. II, Oxford, Clarendon Press.

Nazma, B. Sundarsivarao & Vijendrarao, R., 1981. — Occurrence of perforated ray cells in the wood of Drypetes roxburghii (Wall.) Hurusawa. *I.A.W.A. Bulletin*, n.s., 2 (4) : 201-203.

Normand, D., 1955. — *Atlas des bois de la Côte d'Ivoire.* C.T.F.T. pub. nº 9, Nogent-sur-Marne, France.

Stern, W. L., 1967. — Kleinodendron and xylem anatomy of Cluytieæ (Euphorbiaceæ). *Amer. J. Bot.* 54 : 663-676.

Vliet van, G. J. C. M., 1976. — Radial vessels in rays. *I.A.W.A. Bulletin* 1976 (3) : 35-37.

Webster, G. L., 1975. — Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceæ. *Taxon* 24 (5/6): 593-601.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 223-236.

La syncarpie chez *Tabernanthe* et sa particularité dans la sous-famille des *Tabernæmontanoideæ (Apocynaceæ)*

L. Allorge & H. Couderc

Résumé : Le genre *Tabernanthe* présente un ovaire syncarpe uniloculaire unique dans la sous-famille des Tabernæmontanoïdées. L'existence de cette syncarpie n'est toutefois pas associée à celle de caractères typiquement primitifs ; elle est sporadique dans ce genre.

Summary : The unilocular, syncarpous ovary in the genus *Tabernanthe* is unic in the sub-fam. *Tabernæmontanoideæ.* This syncarpy is not correlated to typically primitive characters ; it is sporadic in the genus.

Lucile Allorge, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Henri Couderc, Laboratoire de Taxonomie végétale expérimentale et numérique, Université de Paris-Sud, Bât. 362, 91405 Orsay Cedex, France.

Le gynécée syncarpe est très fréquent chez les Gamopétales, à l'exception des Apocynacées et des Asclépiadacées où il est au contraire rare et considéré comme un caractère archaïque ; chez ces plantes qui seraient devenues secondairement apocarpes, les carpelles, soudés à l'origine, se seraient séparés dans la région ovarienne tout en restant soudés dans la région du style et de la clavoncule, évolution identique, pense-t-on, à celle des Rutacées.

Les travaux ontogéniques de Payer (1857) puis de Walker (1975) ont montré qu'actuellement, *la soudure des carpelles au niveau du style et de la clavoncule est d'origine post-génitale*, les carpelles sont totalement libres dans la très jeune fleur, la soudure ne s'effectuant qu'au cours de son développement.

Des gynécées syncarpes uniloculaires n'existent, chez les Apocynacées, que dans les genres supposés primitifs des Plumérioïdées-Carissées, tels que *Melodinus*. Mais dans ces genres la syncarpie totale provient, non pas d'une soudure post-génitale des carpelles, mais au contraire de leur *soudure congénitale* comme l'union à la base, des faisceaux latéraux carpellaires en un seul faisceau synlatéral le montre (Pl. 3, *5*, flèche). On trouve une pareille syncarpie mais incomplète chez les Echitoïdées-Allamandées (Pl. 3, *6* ; Allorge, 1976).

Il était particulièrement intéressant d'étudier anatomiquement la syncarpie du genre *Tabernanthe* (Tabernæmontanoïdées) car son ovaire fut tour à tour décrit comme uniloculaire, puis imparfaitement uniloculaire, puis biloculaire. Baillon (1888) décrit « un ovaire à cavité unique avec deux placentas pariétaux multiovulés dont les ovules arrivent inférieurement en contact ». Oliver (1894) décrit et illustre un « ovario integro basi biloculari medio et supra uniloculari placentis parietalibus multiovulatis ». Schumann (1895) trouve un ovaire syncarpe biloculaire et Stapf (1902) un « ovary syncarpous imperfectly 2 celled,

placentas parietal much projecting united at the bottom and the top ». Pichon (1948) voit des « carpelles complètement soudés » et un « ovaire indivis », mais il ne précise pas si l'on a affaire à un ovaire uni- ou biloculaire. Ultérieurement, dans la diagnose d'une espèce nouvelle qu'il décrit, Pichon (1953) indique que l'ovaire est biloculaire, de même qu'il illustre un fruit en coupe, biloculaire. Hürlimann (1957) figure un ovaire uniloculaire dont les placentas se soudent entre-eux à un niveau où ils sont encore fertiles. Il méconnait le caractère remarquable de cet ovaire uniloculaire avec des carpelles ouverts, dans la sous-famille des Tabernæmontanoïdées, puisqu'il écrit : « Finalement, la soudure plus ou moins complète des méricarpes est un caractère dont il ne faut pas surestimer la signification taxonomique, chez *Tabernæmontana* comme dans d'autres genres d'Apocynacées, on ne rencontre une variation très large parmi les espèces », p. 493. Il existe bien dans cette sous-famille, des genres dont les carpelles sont unis plus ou moins longuement au-dessus de leur insertion, mais chaque carpelle est entièrement clos et l'ovaire est alors biloculaire comme chez le *Crioceras* (Pl. 3, *3* et *4*).

Puisque la seule étude du matériel d'herbier ne permettait pas aux différents auteurs de s'accorder, nous avons pensé que seule la méthode des coupes sériées résoudrait le problème.

Le matériel étudié (*Tabernanthe iboga* Baillon) est dû à l'obligeance de Monsieur Aké Assi qui l'a récolté à notre demande et fixé dans le F.A.A., le 23.VII.1980, dans le jardin botanique de l'Université d'Abidjan en Côte d'Ivoire.

STRUCTURE ET ÉVOLUTION DU GYNÉCÉE DE *TABERNANTHE* AU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE

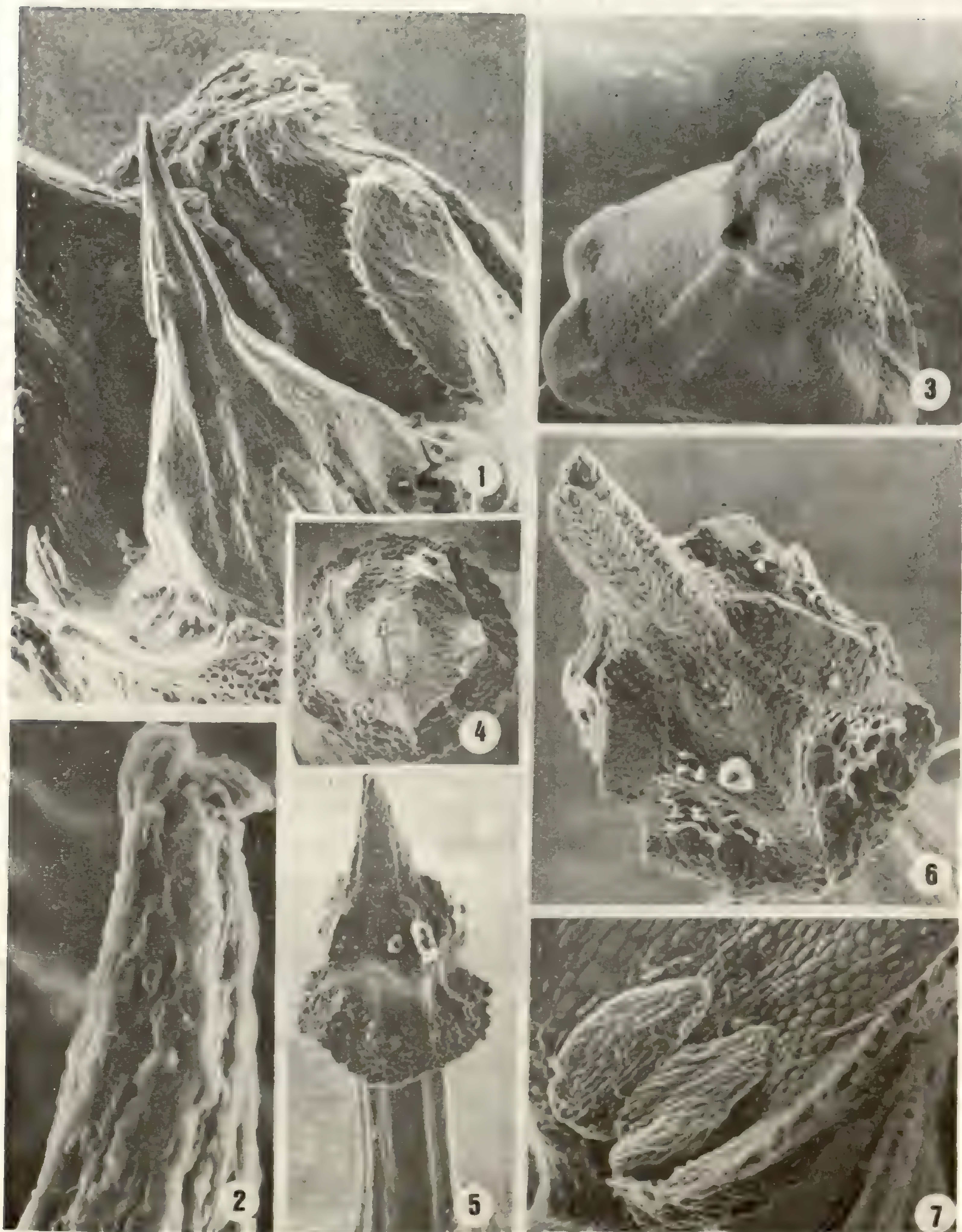
Divers stades de la fleur ont été étudiés au MeB. Les seuls échantillons disponibles ayant été fixés au F.A.A., ont été réhydratés pour permettre leur observation après congélation dans l'azote liquide. Nous avons effectué les examens avec un MeB JEOL, modèle JSM 2, équipé d'une platine cryogénique (dispositif « cryot-unit ») elle-même refroidie avec l'azote liquide. Cette technique autorise un bon respect de la micromorphologie des échantillons biologiques.

Les stades de développement étaient : 1) la très jeune fleur dont la corolle ne dépassait pas encore le calice ; 2) la jeune fleur dont la corolle était le double de la dimension du calice ; 3) le bouton prêt à l'anthèse.

Au stade 1 (Pl. 1, *1*), la clavoncule n'est pas encore séparée de l'ovaire par un style. Elle est sessile. Dès ce stade, les carpelles sont soudés, il s'agit donc bien d'une soudure congénitale. Les appendices clavonculaires (Pl. 1, *2*) sont étroitement appliqués l'un contre l'autre sauf à leurs extrémités. Leur longueur est identique à celle du corps clavonculaire et ce rapport ne se modifiera guère.

Au stade 2 (Pl. 1, *3*), la clavoncule s'individualise par rapport à l'ovaire tout en étant encore sessile. On distingue à la base un disque net, qui n'était pas encore apparent au stade précédent. La ligne de séparation des appendices est bien visible.

Au stade 3, vue de profil (Pl. 1, *5*), s'est formée la collerette à la base de la clavoncule, et le style pentagonal a atteint son plein développement. La vue oblique (Pl. 1, *6*) met particulièrement en évidence les lobes de la clavoncule, et les appendices, restés accolés ;



Pl. 1. — **Tabernanthe iboga** Baillon : évolution du gynécée (étude au MeB) : **1**, très jeune bouton, gynécée à clavoncule sessile ; **2**, détail des appendices ; **3**, stade 2, individualisation de la clavoncule et du disque ; **4**, **5**, **6** bouton prêt à l'anthèse, vues apicale, latérale et oblique ; **7**, appendices glandulaires individualisés du calice.

les parties très claires sur les figures *4*, *5* et *6* correspondent à des zones déhydratées ayant accumulé des charges électriques, et non à des particularités de l'objet étudié.

STRUCTURE DE L'OVAIRE DE *TABERNANTHE IBOGA* BAILLON

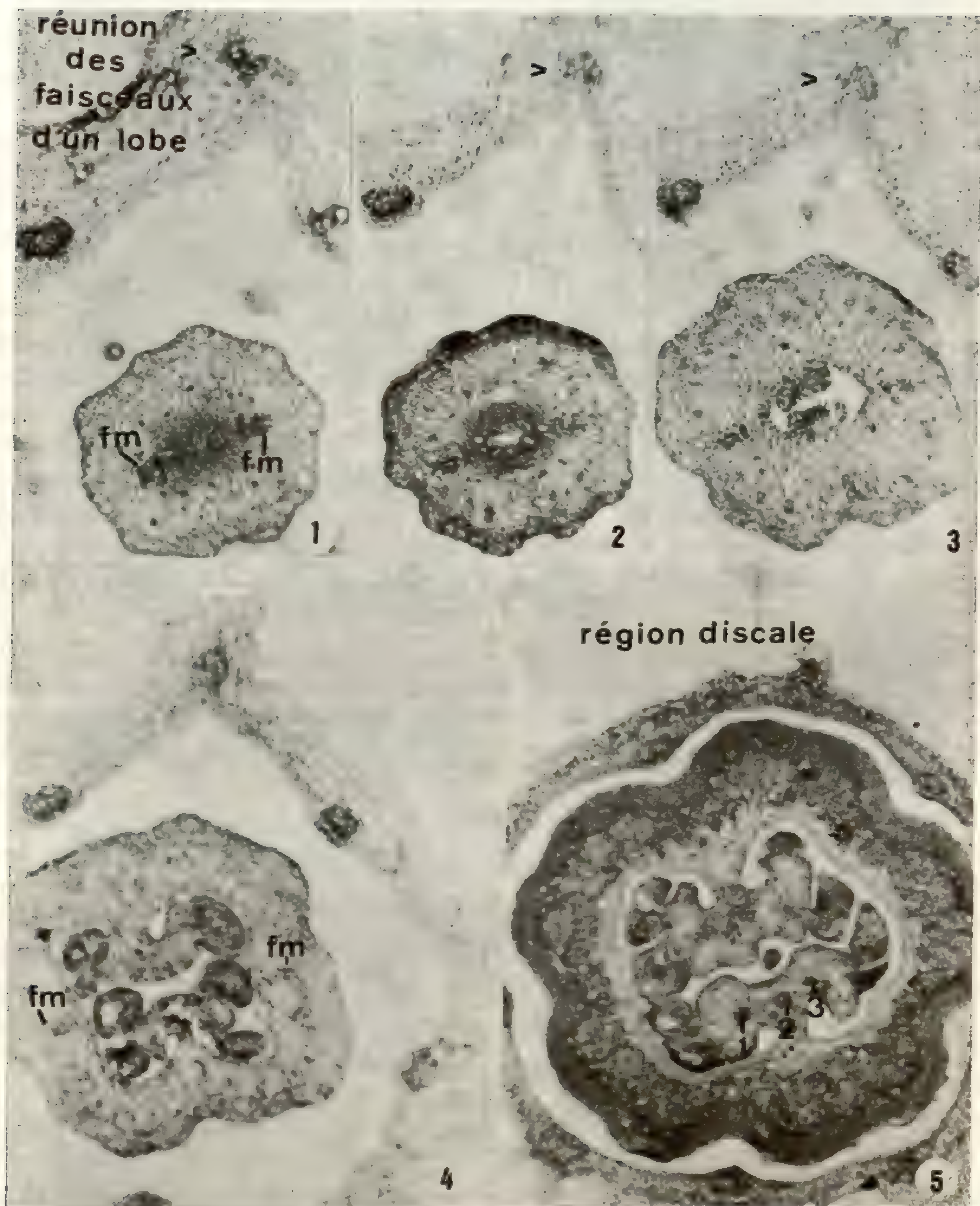
Des coupes transversales et longitudinales de plusieurs fleurs de *Tabernanthe iboga* Baillon, à divers stades de leur développement, ont été effectuées.

Le schéma de la planche 7, comme les photos des coupes de l'ovaire, correspondent à un bouton prêt à l'anthèse. Au niveau du style (Pl. 2, *1*), on distingue les deux faisceaux médians, correspondant chacun à un méricarpe, et le tissu conducteur des tubes polliniques au centre, coloré par la safranine. Au sommet de l'ovaire, le tissu conducteur se fend (Pl. 2, *2*) puis les deux placentas se différencient (Pl. 2, *3*) ; il n'y a pas de soudure à ce niveau comme l'indiquaient Oliver et Stapf, pas plus du reste, que dans toute la hauteur de l'ovaire (Pl. 2, *2-5*) ; c'est seulement tout à fait à la base (Pl. 3, *1*) qu'intervient une soudure entre les deux placentas, à un niveau où ils sont stériles (et non fertiles comme l'indiquait Hürlimann), les pièces de la corolle et de l'ovaire étant encore soudées entre elles. Tant que les placentas sont fertiles, ils sont totalement séparés. Au niveau du réceptacle (Pl. 3, *2*), les faisceaux destinés aux carpelles forment un cercle, et non deux comme chez *Crioceras* (Pl. 3, *3*, *4*) ou *Schizozygia* (Pl. 6, *2*), préfigurant chez ces deux derniers genres les deux loges constituées plus haut par chaque carpelle clos. L'orientation des trois faisceaux destinés aux placentas chez *Tabernanthe* (Pl. 2, *5* ; 3, *1*, *5*) est perpendiculaire à celle observée en cas de syncarpie-biloculaire (Pl. 6, *2*). Les carpelles sont donc plus ou moins médians.

Le genre *Tabernanthe* présente donc un ovaire syncarpe-uniloculaire, unique dans la sous-famille des Tabernæmontanoïdées. Seul Baillon (1888) l'avait non seulement parfaitement observé, mais encore, comme il l'indique « je ne puis dire encore si ce type (à ovaire syncarpe-uniloculaire) rentrera dans le genre *Tabernæmontana* ou s'il constituera un genre de la série des Arduinées (Carissées) », en avait-il souligné le caractère particulier et considéré comme primitif dans la famille des Apocynacées.

Nous pensons avoir montré que les Plumérioïdées différaient tout à fait des Tabernæmontanoïdées, par la structure de l'étamine qui ne possède pas de tissu conducteur ni de massifs de sclérenchyme et par l'absence d'un arille à la graine. Mais divers caractères floraux, comme la vascularisation du tube infrastaminal limité à 10 faisceaux, et une clavoncule cylindrique avec des appendices stigmatiques aussi longs ou plus longs qu'elle, propre en général aux Plumérioïdées, se retrouvent de façon exceptionnelle chez quelques Tabernæmontanoïdées, qui forment ainsi la transition entre les deux sous-familles (Boiteau & Allorge, 1978 ; Allorge & *al.*, 1980). Il était intéressant de chercher si ces traits, eux aussi assez primitifs pour des Tabernæmontanoïdées, étaient en corrélation avec la syncarpie-uniloculaire chez *Tabernanthe*.

Nous avions aussi souligné que les Tabernæmontanoïdées différaient des Plumérioïdées par la forme de leurs carpelles, dont l'un avait une forme triangulaire tandis que l'autre était quadrangulaire, au lieu d'être isomorphes comme chez les Plumérioïdées ; cette hétéromorphie, étant moins observable lorsque les carpelles sont soudés (Pl. 3, *3*, *4*), le devient encore moins dans le cas de *Tabernanthe*, sauf au niveau du réceptacle (Pl. 2, *5*).



Pl. 2. — Coupes transversales de l'ovaire chez **Tabernanthe** ; **1**, niveau du style, tissu conducteur des tubes polliniques entre les deux faisceaux médians (fm) ; **2**, sommet de l'ovaire ; **3**, début des placentas ; **4**, partie fertile au-dessus du disque ; **5**, région discale avec trois faisceaux placentaires.

STRUCTURE DU CALICE, DE LA COROLLE ET DE LA CLAVONCULE CHEZ *TABERNANTHE*

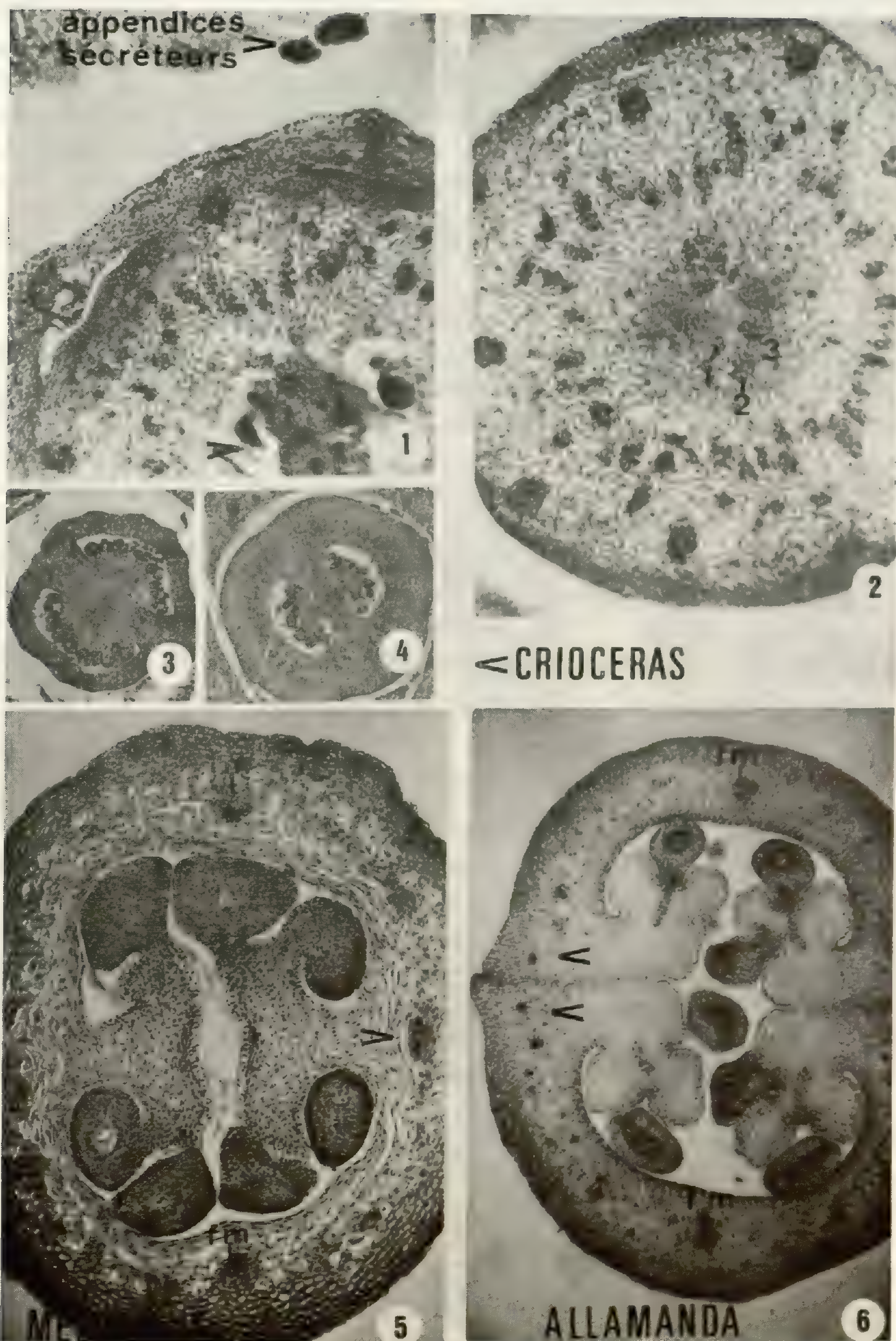
Une autre différence importante entre les Plumérioïdées et les Tabernæmontanoïdées est l'existence, chez ces derniers, d'appendices sécréteurs individualisés au calice. Or une autre particularité du genre *Tabernanthe* parmi les Tabernæmontanoïdées est la position de ces appendices du calice (Pl. 1, *7*). Pichon (1948) les indiquait comme alternisépales, alors que toutes les autres Tabernæmontanoïdées (exceptées les quelques espèces du genre *Gabunia* qui n'en possèdent pas (Boiteau & Allorge, 1981) ont des appendices situés dans la partie médiane des sépales. L'étude de ces appendices glandulaires en MeB, montre bien leur appartenance au sépale et leur position marginale par rapport à lui. Ils ne sont pas alternisépales mais portés par les sépales eux-mêmes, près des bords recouverts, dans leur partie interne, les bords recouvrants des sépales en étant dépourvus (Pl. 7, *sch. 3*). La marge des sépales porte des cils unicellulaires (Pl. 1, *7*). On distingue, bien qu'elle soit un peu altérée, la surface papilleuse des appendices. Les coupes transversales ont montré également que les appendices forment, dans chaque zone submarginale, cinq massifs de deux glandes chacun (Pl. 3, *1*) qui se soudent à la base du calice (Pl. 4, *2*). Ces appendices sont généralement plus nombreux chez les Tabernæmontanoïdées (Pl. 6, *1*, *2*) pouvant atteindre la trentaine chez *Stemmadenia*. Il y a donc, soit réduction et disparition des appendices de la zone médiane des sépales, soit, de façon plus vraisemblable, apparition de ces appendices individualisés à partir des zones glanduleuses que l'on observe chez quelques Plumérioïdées (*Ochrosia*, *Vinca*), à la base de la marge de leurs sépales recouverts (Allorge, 1976).

Le tube de la corolle, inférieur à la soudure apparente des étamines, comporte, chez les Plumérioïdées, 10 faisceaux libéro-ligneux, dont les cinq les plus internes correspondent aux étamines, alors que les cinq externes correspondent aux pétales. Ce tube inférieur, chez les Tabernæmontanoïdées, comporte 20 faisceaux, dont les cinq internes correspondent également aux cinq étamines, mais dont le cercle externe comporte 15 faisceaux, soit trois par lobe de la corolle.

Chez *Tabernanthe*, ces trois faisceaux ne se séparent pas, dès la base de la corolle, comme dans la grande majorité des Tabernæmontanoïdées (par exemple chez *Schizozygia* (Pl. 6, *1* et *2*) ; ils ne se séparent qu'au niveau supérieur de l'ovaire, (Pl. 2, *1*) à mi-hauteur de ce tube corollin inférieur (Pl. 7, *sch. 3*). Là encore, il semble bien que ce soit une étape intermédiaire, comme pour les appendices du calice, entre les Plumérioïdées et les Tabernæmontanoïdées.

Le mode d'enroulement des lobes de la corolle dans le bouton est également remarquable chez *Tabernanthe*. Jusqu'ici, nous n'avions rencontré chez les nombreuses espèces étudiées par coupes, chez les Tabernæmontanoïdées, que des lobes enroulés les uns sur les autres, formant une torsade, comme chez *Stemmadenia* (Pl. 6, *4*) par exemple. Markgraf (1972 ; 1976) avait même distingué, entre autres choses, le genre *Capuronetta*, des autres genres malgaches, parce que cette torsade s'enfonçait profondément dans la gorge (Pl. 4, *7*, *8*, *9*). Chez *Tabernanthe*, chaque lobe s'enfonce dans le tube en formant une boucle individuelle (Pl. 6, *3*).

Nous avons montré que chez les Tabernæmontanoïdées, la clavoncule est l'organe qui subit le plus de modifications. A partir d'une clavoncule en manchon cylindrique munie



Pl. 3. — **Tabernanthe** : **1**, soudure corolle, réceptacle, des 2 placentas, partie non fertile ; **2**, soudure totale, niveau réceptacle. — **Crioceras** : **3**, partie fertile au-dessus du disque ; **4**, zone discale. — **Melodinus** : **5**, ovaire uniloculaire, faisceaux médians (fm) et faisceaux latéraux unis (flèche). — **Allamanda** : **6**, *ibid.*, faisceaux latéraux indépendants.

de deux très longs appendices stigmatiques, encore très proche de celle des Plumérioïdées (ALLORGE & *al.*, 1980) comme chez *Ervatamia* ou *Hazunta* (pl. 4, *7*) on constate un raccourcissement des appendices clavonculaires en même temps que se façonnent, au sommet du corps clavonculaire, des branches latérales, pourvues de longues papilles, qui viennent séparer les thèques de chaque étamine (Pl. 5, *3*). A la base de la clavoncule, une collerette de très longues papilles entre en contact étroit avec le filet de l'étamine, souvent garni également de longues papilles, mais il n'y a pas de liaison réelle comme chez les Echitoïdées, qui empêche la clavoncule de se dégager lors de la chute de la corolle (Pl. 4, *1*).

Chez *Tabernanthe* (Pl. 4, *1*), la coupe longitudinale indique que le rapport de la longueur des appendices clavonculaires à celui du corps de la clavoncule est d'environ 1, alors que ce rapport est environ 1/5 chez les espèces évoluées comme *Anartia* (Pl. 4, *6*). Les appendices sont donc encore très longs, alors que la clavoncule a déjà acquis une structure complexe, avec un développement bien marqué des cinq branches en son sommet (Pl. 5, *3*) et d'une collerette légèrement ascendante. A ce niveau, le filet de l'étamine, soudé à la corolle, porte un indument, qui a été méconnu par HÜRLIMANN (1957, p. 491-493) qui fait de son absence supposée l'une des principales distinctions entre les genres *Tabernanthe* et *Daturicarpa.* Il est intéressant de noter sur la coupe longitudinale (Pl. 4, *1*) l'écartement des appendices stigmatiques simultané à la déhiscence de l'anthère, et le pollen qui glisse sur leur surface extérieure, alors qu'avant l'anthèse (coupe transversale, Pl. 4, *4*, *5*) ces appendice étaient étroitement accolés l'un à l'autre.

ARCHITECTURE

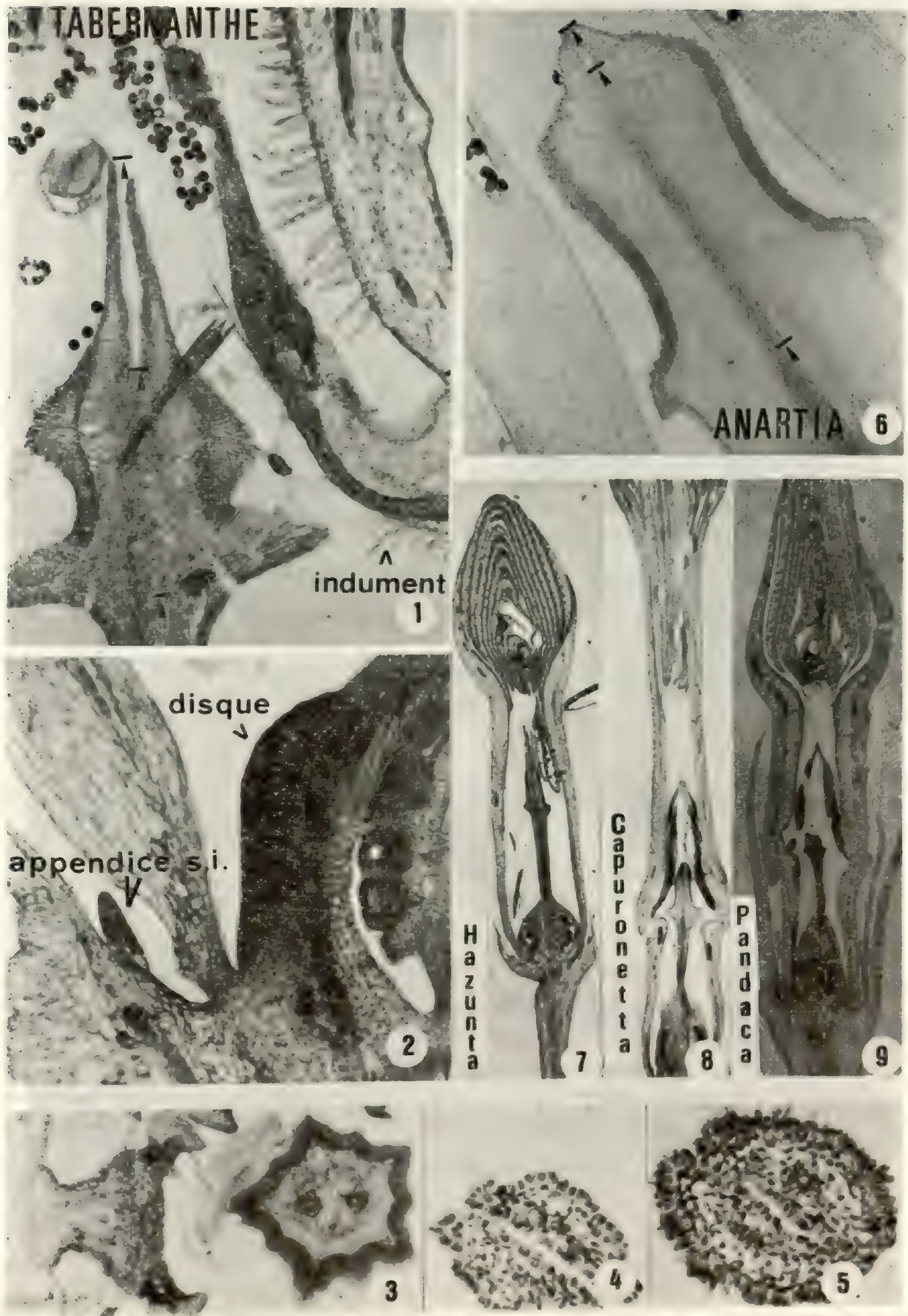
L'architecture a été étudiée et illustrée par M.-F. PRÉVOST (1967) chez différentes espèces africaines : *Voacanga*, *Tabernæmontana* (*Sarcopharyngia*) et *Tabernanthe.* Elle indique que le nombre de paires de feuilles par article n'est pas constant chez *Voacanga*, de 4 à 11 paires ; puis il devient pratiquement constant chez *Sarcopharyngia* avec 4 paires de feuilles par article ; chez *Tabernanthe* PRÉVOST indique que « l'article élémentaire a une structure beaucoup plus précise, chaque article porte trois entrenœuds, soit une paire de préfeuilles et une paire de feuilles suivies d'une paire de feuilles-écailles axillant les rameaux-relais ». Elle n'a pas noté l'anisophilie de la paire de feuilles, pas plus que les inflorescences qui sont toujours au nombre de deux, toujours disposées au-dessus de l'insertion des deux rameaux-relais et en position opposée-décussée par rapport à eux. L'apex de l'article meurt et les inflorescences sont pseudo-terminales (Pl. 7, *sch. 3*).

Les articles sympodiaux à deux paires de feuilles assimilatrices et forte anisophilie au nœud médian ne sont pas propres au genre *Tabernanthe.* Assez fréquents chez les Tabernæmontanoïdées africaines : *Crioceras* et *Calocrater* chez les Tabernæmontanoïdées-Callichilinées, *Daturicarpa*, *Schizozygia*, *Protogabunia* et *Camerunia* chez les Tabernæmontanoïdées-Sarcopharyngiinées [1], ils sont plus rares en Amérique où on ne rencontre ce type

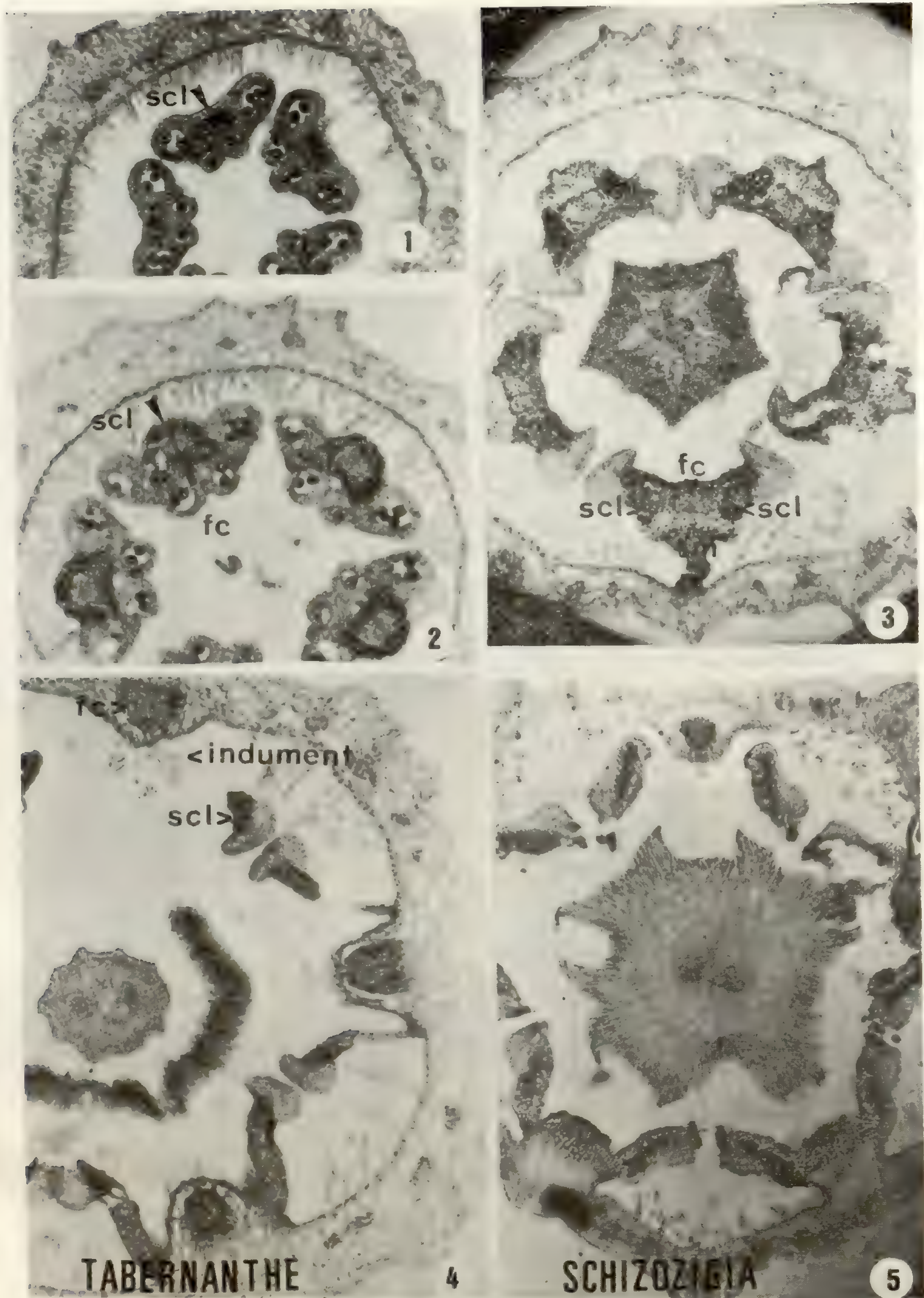
1. Les *Tabernæmontanoideæ* africaines sont divisées en deux sous-tribus :

1) **Callichilinæ** L. Allorge, *subtr. nov.*

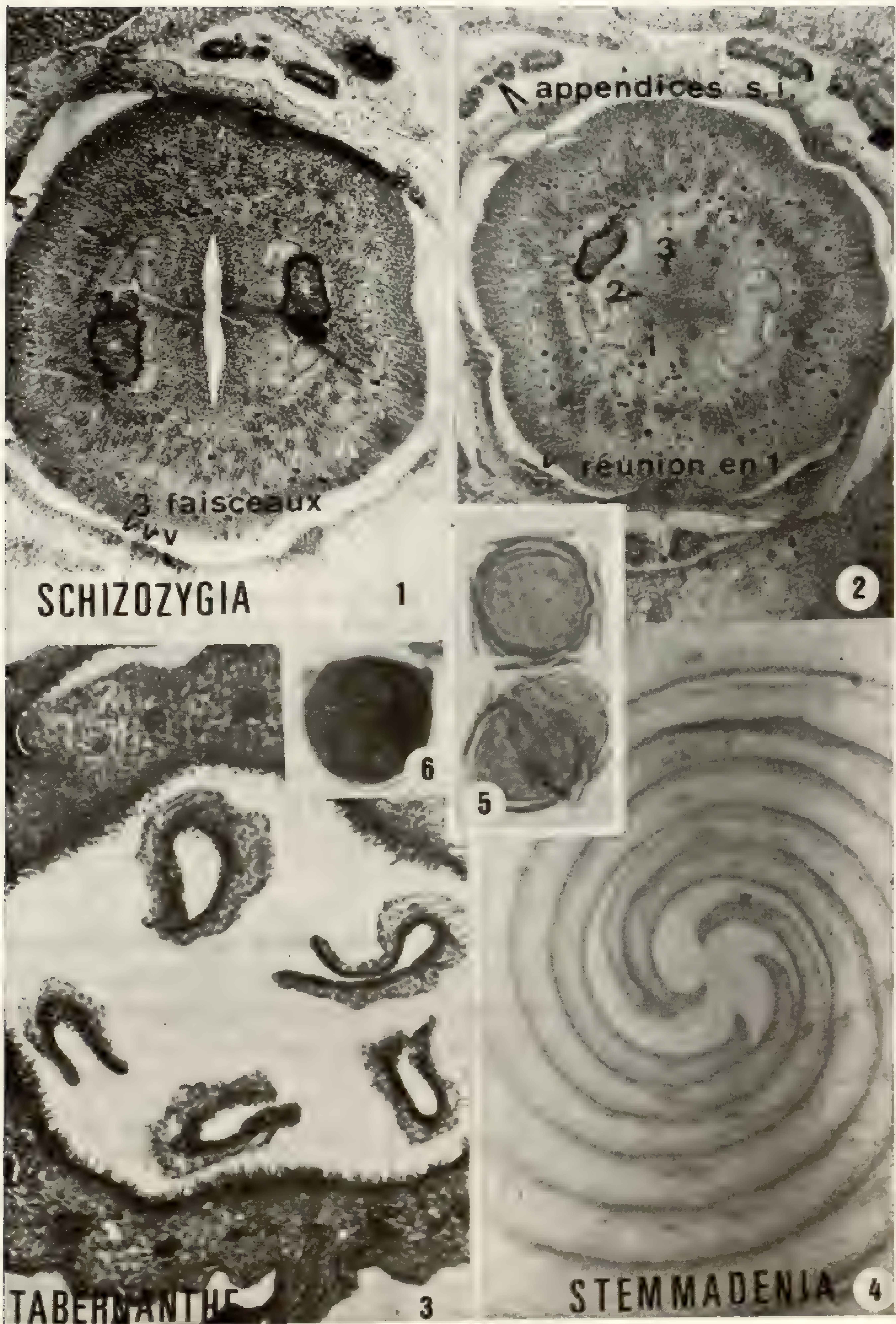
Calyce perstante, tubi corollini ima pars evoluta sed in diametro quam supera angustior quæ locum, inquo



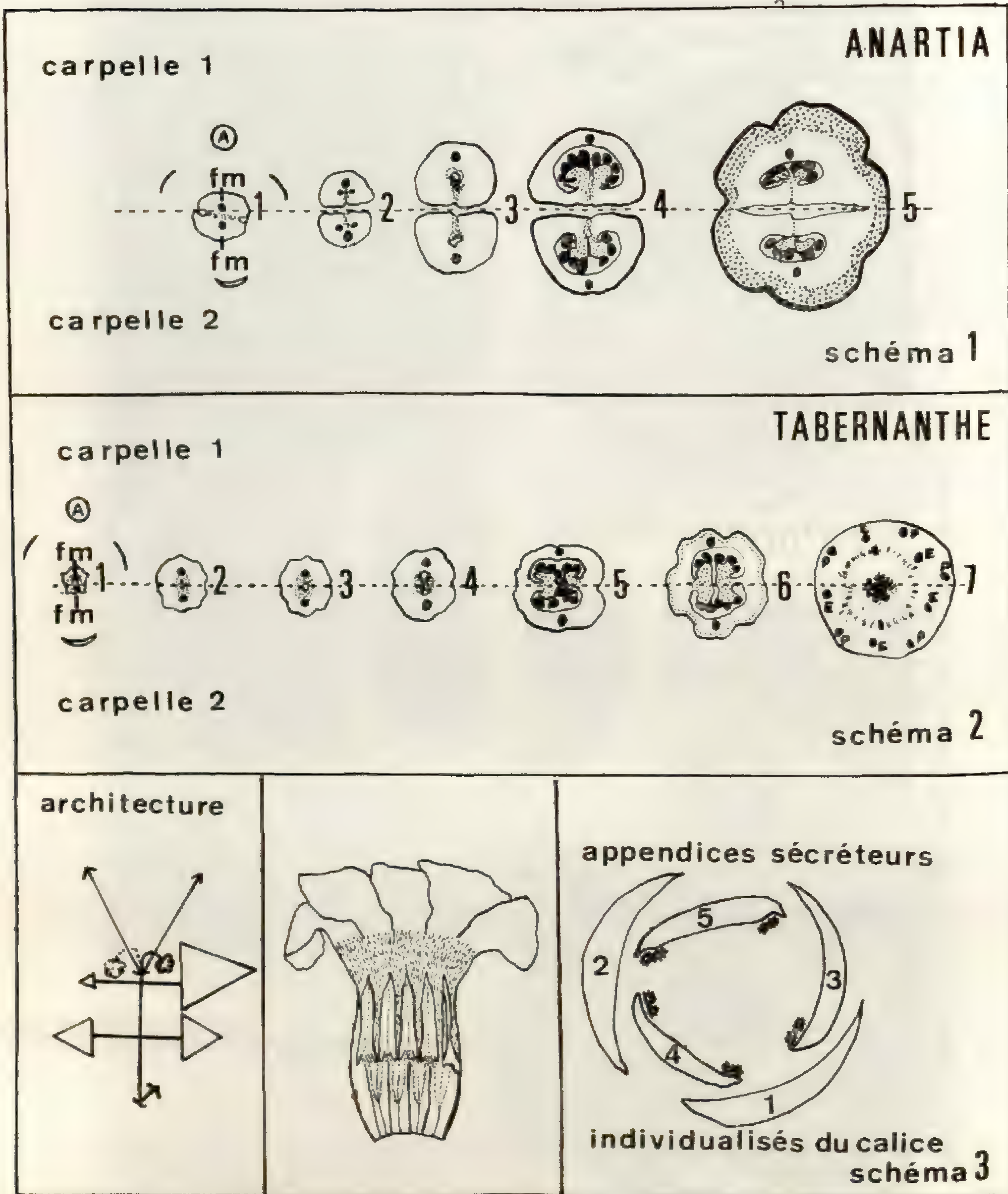
Pl. 4. — **Tabernanthe** : **1**, coupe longitudinale de la clavoncule ; **2**, coupe longitudinale de l'ovaire ; **3**, coupe transversale de la clavoncule dans sa partie la moins large, et de l'étamine ; **4**, appendices clavonculaires indépendants ; **5**, *ibid.*, base. — **Anartia** : coupe longitudinale de la clavoncule, appendices très courts. — **7**, **8**, **9**, coupes longitudinales de boutons chez **Hazunta**, **Capuronetta** et **Pandaca** (lobes s'enfonçant en torsade dans le tube de la corolle chez *Capuronetta*).



Pl. 5. — Coupes transversales chez **Tabernanthe** : **1**, début du sclérenchyme, base de l'apex des étamines, indument suprastaminal ; **2**, sclérenchyme entourant le faisceau conducteur, début des appendices clavonculaires au centre ; **3**, séparation en deux massifs du sclérenchyme et tissu moteur dépendant du connectif ; clavoncule munie de cinq branches dont chacune sépare les deux thèques d'une même étamine ; **4**, « queues » des étamines avec un massif de sclérenchyme à chacune, indument sur le filet, clavoncule : fin de la collerette basale, style décagone. — **5**, même niveau chez **Schizozygia** ; pas d'indument sur le filet de l'étamine.



Pl. 6. — **Schizozygia** : **1**, soudure de la zone discale de l'ovaire, 3 faisceaux par lobe de la corolle ; **2**, réunion des trois faisceaux, niveau du réceptacle. — **Tabernanthe** : **3**, enroulement individuel de chaque lobe dans le tube de la corolle. — **Stemmadenia** : **4**, enroulement des lobes en torsade. — **5**, pollen tétracolporé, colpus équatorial, chez **Schizozygia**. — **6**, pollen triporé chez **Tabernanthe**.



Pl. 7. — Schéma **1** : coupes transversales de l'ovaire chez **Anartia** ; ovaire apocarpe au-dessus du disque ; soudure de la zone discale. — Schéma **2** : syncarpie uniloculaire chez **Tabernanthe**. — Schéma **3** : architecture ; vascularisation du tube inférieur aux étamines ; répartition des appendices sécréteurs individualisés du calice chez **Tabernanthe**, partie recouverte des sépales.

d'architecture que chez *Anartia*, *Stenosolen* et *Stemmadenia*. Nous avons pu l'étudier en serres, à Gif sur Yvette, chez *Crioceras* pendant sept années ; l'article est absolument constant : pas une fois, nous n'avons constaté de modifications à la composition de l'article ; mais, chez *Crioceras*, il arrive fréquemment qu'une des deux inflorescences ne se développe pas, alors que chez *Schizozygia*, cultivé au Muséum et étudié depuis deux ans, les deux inflorescences se développent toujours.

CONCLUSION

Le genre *Tabernanthe* se singularise parmi l'ensemble des Tabernæmontanoïdées par un ovaire syncarpe-uniloculaire. Le fruit qui en résulte est une baie et non un follicule déhiscent comme chez les autres Tabernæmontanées. Il conserve quelques caractères primitifs dans la sous-famille des Tabernæmontanoïdées, comme la vascularisation de la corolle, intermédiaire entre celle des Plumérioïdées et des Tabernæmontanoïdées typiques, et les longs appendices clavonculaires. Mais il possède toutes les autres caractéristiques de la sous-famille, appendices sécréteurs individualisés du calice, présence de l'arille à la graine, d'un disque, d'un tissu moteur et sclérenchyme dans les étamines et la structure de la clavoncule est évoluée ; son architecture stabilisée, découlant d'une architecture type *Voacanga* par réduction, peut aussi être considérée comme évoluée.

La chimiotaxonomie ne l'éloigne pas de l'ensemble des Tabernæmontanoïdées ; Gaignault & Delourme-Houdé (1977) et Mulumba, Delaude, Le Men-Olivier & Lévy (1981) recensent plus de 25 alcaloïdes dont certains ont été trouvés initialement chez *Voacanga*, *Gabunia* etc... Ses propriétés hallucinogènes dues à l'ibogaïne lui sont propres (Raponda-Walker & Sillans, 1961 ; Schultes, 1976).

La syncarpie uniloculaire est liée chez *Tabernanthe* à un ensemble de caractères qui indiquent un degré d'évolution moyen ; il semble donc que ce genre acquit cette syncarpie à un moment où il conservait quelques caractères primitifs qu'il présente encore. La syncarpie uniloculaire est ainsi apparue sporadiquement chez les Apocynacées ; on la trouve chez quelques Plumérioïdées, un genre des Tabernæmontanoïdées et un genre des Échitoïdées. Elle est apparue aussi de cette façon dans d'autres familles considérées comme relativement primitives (Wintéracées, Leroy, 1977 ; Annonacées, Guédès & Le Thomas, 1981).

stamina inserta sunt, id est tubi coartationem superat ; clavunculum transverse stellatum basi haud annulatum.

Genus typicum : *Callichilia* Stapf.
Cette sous-tribu renferme les genres *Callichilia*, *Crioceras* et *Calocrater*.

2) **Sarcopharyngiinæ** L. Allorge, *subtr. nov.*

Calyce perstante, tubi corollini ima pars paulum evoluta, in diametro tubi coartationem æquas ; clavunculum transverse stellatum basi conspicue annulatum.

Genus typicum : *Sarcopharyngia* (Stapf) Boiteau.
Cette sous-tribu renferme les genres *Sarcopharyngia*, *Gabunia*, *Camerunia*, *Pandaca*, *Protogabunia*, *Leptopharyngia*, *Domkeocarpa*, *Tabernanthe*, *Schizozygia* et *Daturicarpa*.

BIBLIOGRAPHIE

ALLORGE, L., 1976. — *Morphologie et biologie florales des Apocynacées, applications taxonomiques.* Mémoire E.P.H.E. : 40-52, Paris.

ALLORGE, L., BOITEAU, P., BRUNETON, J., SÉVENET, T. & CAVÉ, A., 1980. — Étude botanique et chimique comparée de quatre espèces souvent confondues sous le nom d'Ervatamia orientalis (Apocynacées). *Journ. Nat. prod.* 43 (4) : 514-523.

BAILLON, H., 1888. — Sur l'Obouété du Gabon. *Bull. Soc. Linn. Paris* 1 : 782-783.

BOITEAU, P. & ALLORGE, L., 1978. — Morphologie et biologie florales des Apocynacées : 1. Différences essentielles entre les Plumérioïdées et les Tabernæmontanoïdées. *Adansonia*, ser. 2, 17 (3) : 305-326.

BOITEAU, P. & ALLORGE, L., 1981. — Révision des genres Gabunia et Camerunia (Apocynaceæ). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*, nº 2 : 213-240.

DELOURME-HOUDÉ, J., 1944. — Contribution à l'étude de l'Iboga (Tabernanthe iboga H. Bn, Apocynacées). Thèse Doc. Pharm., Paris.

GAIGNAULT, J. C. & DELOURME-HOUDÉ, J., 1977. — Les alcaloïdes de l'Iboga (Tabernanthe iboga H. Bn). *Fitoterapia* 6 : 243-265.

GUÉDÈS, M. & LE THOMAS, A., 1981. — Le gynécée syncarpe de Monodora (Annonacées-Monodoroïdées). *C. R. Acad. Sc., Paris* 292 : 1025-1027.

HÜRLIMANN, H., 1957. — Tabernanthe et Daturicarpa. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 67 : 487-505.

LEROY, J.-F., 1977. — A compound ovary with open carpel in Winteraceæ (Magnoliales). Evolutionary implications. *Science* 196 : 977-978.

MARKGRAF, F., 1972. — Capuronetta, genre nouveau d'Apocynacées malgaches. *Adansonia*, ser. 2, 12 (1) : 61-64.

MARKGRAF, F., 1976. — Apocynacées. *Flore de Madagascar et des Comores*, 169e fam., 318 p., 51 pl.

MULUMBA, T., DELAUDE, C., LE MEN-OLIVIER, L. & LÉVY, J., 1981. — Alcaloïdes de Tabernanthe pubescens. *Journ. Nat. Prod.* 44 (2) : 184-189.

OLIVER, D., 1894. — Tabernanthe iboga. *Hooker' Icon. Pl.* 23 : 2337.

PAYER, J. B., 1857. — *Traité d'organogénie comparée de la fleur.* Masson éd., Paris, 748 p.

PICHON, M., 1948. — Classification des Apocynacées : IX. Rauvolfiées, Alstoniées, Allamandées et Tabernæmontanoïdées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 2, 27 (6) : 212-251.

PICHON, M., 1953. — Un Tabernanthe (Apocynacée) nouveau de l'Angola. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 2, 25 (6) : 637-640.

PRÉVOST, M.-F., 1967. — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Bull. Soc. Bot. France* 114 : 23-36.

RAPONDA-WALKER, A. & SILLANS, R., 1961. — *Les plantes utiles du Gabon.* Lechevalier éd., Paris : 89-91 et pl. X.

SCHULTES, R. E., 1976. — *Hallucinogenic plants.* Golden Press éd., New York : 54-55.

SCHUMANN, K., 1895. — Apocynaceæ. In ENGLER & PRANTL, *Natürl. Pflanzenfam.* 4 (2) : 146.

STAPF, O., 1902. — Apocynaceæ. In THISELTON & DYER, *Fl. Trop. Af.* 4 (1) : 122-125.

WALKER, D. B., 1975. — Post genital fusion in Catharanthus roseus (Apocynaceæ) ; I. Light and scanning electron microscopic study of gynoecial ontogeny. *Amer. J. Bot.* 62 (5) : 457-467.

WALKER, D. B., 1978. — Significance of the fusion. *Amer. J. Bot.* 65 (5) : 119-121.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 2 : 237.

Arthrophyllum (Araliaceæ) in New Caledonia : an amendment

W. R. Philipson

Summary : The later homonym *Arthrophyllum diversifolium* (Däniker) Philipson is replaced by a new specific name : *A. biforme* Philipson.

Résumé : L'homonyme postérieur *Arthrophyllum diversifolium* (Däniker) Philipson est remplacé par un nouveau nom spécifique : *A. biforme* Philipson.

W. R. Philipson, Botany Department, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand.

When *Eremopanax* was united with *Arthrophyllum* (Philipson, 1978), it was overlooked that the combination *Arthrophyllum diversifolium* (Däniker) Philipson was antedated by *A. diversifolium* Blume (1826). A new name is therefore required for the New Caledonian species.

Arthrophyllum biforme Philipson, *nom. nov.*

— *Eremopanax diversifolia* Däniker, Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich 78, Beibl. 19 : 333 (1933); type : *Däniker 939*, Z.
— *Arthrophyllum diversifolium* (Däniker) Philipson, Adansonia, ser. 2, 17 (3) : 322 (1978) *non* Blume.

Type : *Däniker 939*, Nelle-Calédonie, Koniambo, 830 m (holo-, Z).

REFERENCE

Philipson, W. R., 1978. — The identity of Arthrophyllum and Eremopanax (Araliaceæ). *Adansonia*, ser. 2, 17 (3) : 329-333.

Revue bibliographique — *Reviews*

J. Augier & **M.-L. Rubat du Mérac.** *Cours de botanique* I. *Monocotylédones.* Lechevalier, Paris, 1982, 325 p., 38 fig., 20 pl.

Ce livre intéressera enseignants et amateurs, désireux de mieux connaître les Monocotylédones, leur place dans la Flore, leurs multiples usages, etc. Ceux des étudiants qui ne sont pas initialement attirés par la botanique, seront conquis par son accès facile. En effet, les auteurs se servent de nombreux exemples, choisis tant dans la flore tempérée que tropicale, pour décrire les caractères morphologiques, anatomiques et floraux, de manière concrète. Ce qui permet aussi de pallier la brièveté de la partie systématique, puisque l'on ne compte pas moins de 500 noms à l'index.

Certes, les auteurs ne discutent guère, mais n'éludent pas non plus, les questions litigieuses. En ce qui concerne l'embryon, ils s'en rapportent à la théorie cotylédonaire, selon laquelle l'organe haustorial serait homologue de l'un des cotylédons des Dicotylédones (rappelons qu'une autre conception a été présentée ici-même : Bulletin du Muséum, Adansonia 4 (1-2) : 3-40, 1982).

On appréciera les chapitres sur les types biomorphologiques : arbres épaissis vers le haut, ou à échasses ; plantes à rhizome, à bulbe, à cormus, à tubercules ; épiphytes, aquatiques, etc. Quelle diversité chez les seules espèces à bulbe !

A propos des Palmiers (p. 33 & 40), les auteurs ont employé le terme de folioles, alors que pennes ou segments foliaires sont plus appropriés à la structure de ces feuilles telle qu'ils la décrivent eux-mêmes. Le lecteur regrettera qu'il y ait (inutilement) trop de planches à l'italienne, dont les légendes sont en contre-page ; c'est le cas de la fig. 38, dont la lecture aurait pu être facilitée.

En conclusion, par sa présentation originale et la richesse de sa documentation, ce Cours de botanique est un excellent ouvrage pédagogique et d'agrément.

H. Jacques-Félix.

L. van der Pijl. *Principles of dispersal in higher plants.* 3rd revised edition, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1982, 215 p., 30 fig.

Ce petit livre se singularise dans la littérature botanique par l'exceptionnelle densité de son contenu ; les informations, étroitement condensées, rigoureusement reliées entre elles, en font à la fois une remarquable source de documents et une impressionnante synthèse des connaissances actuelles sur la dispersion des végétaux supérieurs. Dans cette 3e édition, le texte s'est enrichi de nombreuses références récentes, de données et d'interrelations nouvelles qui accroissent sa portée. Cette richesse même est à l'origine du seul reproche, bien faible, que l'on puisse faire à son encontre : son utilisation est, au premier abord, un peu difficile en raison de la concision du texte et des multiples renvois qui y figurent et permettent autant de connexions, de prolongements, de comparaisons avec d'autres chapitres. Mais cette remarque est en fait le contraire d'un reproche ; elle souligne la haute qualité de l'ouvrage et la parfaite maîtrise dont l'auteur fait preuve.

Les sujets sont abordés sous l'angle écologique et fonctionnel, mais tous les aspects du sujet sont accessibles par le biais des rappels et renvois.

A. Raynal-Roques.

R. Dahlgren & **T. Clifford.** *The Monocotyledons. A comparative Study.* Academic Press, 1982, 378 p., 113 fig., 108 diagr.

La documentation inégalée et la présentation de cet ouvrage étant affirmées, nous nous bornerons à en signaler les particularités.

Les auteurs ont choisi de nous présenter la répartition de quelques 103 caractères, ou états de caractères, sur un diagramme, chaque fois répété, figurant les 29 ordres retenus par eux (un chapitre préalable donne la composition de ces ordres et un texte, souvent avec figures et photos (pollen), accompagne chaque diagramme). Ainsi, pour prendre des exemples simples, on s'aperçoit d'emblée que le caractère « feuilles opposées » est exceptionnel chez les Monocotylédones. D'autres, qui semblent mineurs, comme celui de la ligule, par ex., ont cependant une répartition significative. Ou encore, on peut savoir immédiatement quels sont les rares groupes qui présentent un accroissement secondaire de la tige ; etc. Ce procédé est donc d'un intérêt évident, bien qu'il isole le caractère distinctif de l'organographie générale, supposée connue. De même, la question de l'embryon, pourtant fondamentale en phylogénie, n'est pas suffisamment discutée. Cet ouvrage n'est donc pas un Traité de botanique, mais il a été conçu de manière efficace à l'intention des classificateurs et phylogénétistes.

Après l'exposé des différents systèmes existants, les auteurs proposent leur propre conception des superordres (6), ordres (29) et familles (97). Bien qu'ils confirment l'intérêt des affinités entre certains groupes de Mono- et Di-cotylédones, ils ne proposent ni transferts, comme le font certains phylogénétistes, ni groupes mixtes, comme l'a fait Emberger, par ex. Par contre, ils en déduisent que les Monocotylédones sont issues de groupes ancestraux de Dicotylédones. Cette opinion, actuellement dominante, est combattue par certains auteurs, comme Burger, par ex. (Heresy revived : The monocot theory of Angiosperm origin. Evolutionary Theory 5 : 189-225, 1981), qui postule une filiation de sens inverse entre les deux classes. Les auteurs proposent un modèle ancestral ayant un embryon dicotylédoné et empruntent à Stebbins l'idée que cet embryon aurait évolué par concrescence des deux cotylédons. C'est une hypothèse tout à fait gratuite, qui ne repose sur aucune base ontogénique. Une autre conception, exposée ici même (Bulletin du Muséum, Adansonia 4 : 3-40, 1982) évite les théories cotylédonaires, et milite (selon ce critère seulement) en faveur d'origines parallèles des deux classes d'Angiospermes.

En conclusion, on voit que bien des problèmes subsistent, et l'excellent instrument de travail qu'est l'ouvrage de Dahlgren & Clifford doit aider à leur résolution.

H. Jacques-Félix.

J. Miège & **S. N. Lyonga.** *Yams. Ignames.* Oxford University Press, 1982 (xi + 383 p. avec ill. + Index des espèces, des auteurs, des sujets, des matières, pp. 385-441).

Publication des 25 communications présentées au « Séminaire sur les Ignames », tenu à Buéa (Cameroun) du 2 au 6 octobre 1978, sous les auspices de l'International Foundation for Sciences (IFS) et de l'Office National de la Recherche Scientifique et Technique du Cameroun (ONAREST, devenu DGRST) et rassemblant une trentaine de participants francophones et anglophones. Les exposés sont groupés en 5 thèmes : 1. Amélioration des plantes (6) ; 2. Recherches agronomiques et taxonomie (9) ; 3. Protection des végétaux (5) ; 4. Technologie (4) ; 5. Économie de la production et mécanisation (1). Les travaux concernent essentiellement l'Afrique occidentale qui tient une place de premier plan dans la domestication des ignames sauvages en ignames cultivés ; parmi les 500 espèces de *Dioscorea*, répandues de par le Monde surtout en régions intertropicales, une dizaine ont été l'objet d'une promotion agricole et l'Afrique a ainsi accueilli les *Dioscorea alata* et *D. esculenta*, tout en inventant les *Dioscorea rotundata*, *D. cayenensis* et *D. dumetorum* ; c'est de la Côte d'Ivoire au Cameroun en particulier que ces ignames sont devenus aujourd'hui, dans les zones forestières, périforestières et de savanes méridionales, des éléments vitaux de la vie quotidienne. Cette culture exigeante constitue à présent une lourde charge économique, comparée à d'autres, et se trouve ainsi en déclin, l'igname devenant un mets de luxe ; des maladies — viroses et nématodes en par-

ticulier — se sont aussi répandues ; aussi est-il devenu indispensable, étant donné les bonnes qualités nutritives et culturales de l'igname et aussi ce qu'il représente du point de vue traditionnel, de chercher à redéfinir la plante et sa culture et de l'adapter à de nouvelles conditions modernes, ce qui justifiait ce Séminaire.

R. Letouzey.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1983.

Le 1er trimestre de l'année 1983 a été diffusé le 6 juillet 1983.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 002 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur des collections conservées dans ses Laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nº 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nº 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nº 1 à 70 ; Botanique, nº 1 à 35 ; Écologie générale, nº 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nº 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977) 1979, 162 p., fig., pl.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 89 vol. parus.
— Flore du Gabon, 24 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 20 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 12 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 24 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP. Paris 6.193.02.K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP. Paris 4.481.43.T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP. Paris 14.522.31.T)

Abonnements 1983 : France : 160 F ; Étranger : 190 F.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0240-8937

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique
phytochimie

SERIE T. 5 1983 N° 3

Juillet-Septembre 1983

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. Bosser, Paris ; E. Boureau, Paris ; F. Ehrendorfer, Vienne ; F. R. Fosberg, Washington ; F. Hallé, Montpellier ; J.-L. Hamel, Paris ; V. H. Heywood, Reading ; L. A. S. Johnson, Sydney ; S. Jovet, Paris ; C. Kalkman, Leiden ; A. Le Thomas, Paris ; R. Letouzey, Paris ; D. Molho, Paris ; R. E. G. Pichi-Sermolli, Perugia ; P. H. Raven, St Louis ; R. Schnell, Paris ; A. Takhtajan, Léningrad ; M. Van Campo, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les clés.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-parts seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1983 (prix h.t.)

Abonnement général (Sections A, B, C) : 1 080 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 670 F.
Section B : Adansonia, botanique : 300 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 195 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 5, 1983, section B, *ADANSONIA*, nº 3

SOMMAIRE — *CONTENTS*

JÉRÉMIE, J. — Description d'une nouvelle espèce d'Hedycarya (Monimiaceæ) de Nouvelle-Calédonie et confirmation de l'existence d'une 2e espèce de ce genre en Australie 247

Description of a new Hedycarya (Monimiaceæ) of New Caledonia ; the occurrence of a second species of Australia is confirmed.

BLANC, P. & ANDRAOS, K. — Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre Piper L. (Piperaceæ) et les genres affines 259

Remarks on the growth habits in the genus Piper (Piperaceæ) and the related genera.

TIREL, C. — Une nouvelle espèce d'Elæocarpus (Elæocarpaceæ) de Nouvelle-Calédonie 283

A new Elæocarpus (Elæocarpaceæ) of New Caledonia.

SHANG, Chih-bei. — Révision du genre Merrilliopanax Li (Araliaceæ) 289

Revision of Merrilliopanax Li (Araliaceæ).

DE FORESTA, H. — Le spectre architectural : Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière 295

The architectural spectrum : Application to the study of relationships between tree architecture and forest ecology.

NIELSEN, I., GUINET, PH. & BARETTA-KUIPERS, T. — Studies in the Malesian, Australian and Pacific Ingeæ (Leguminosæ-Mimosoideæ) : the genera Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron and Serianthes (part 1) 303

Étude sur les Ingeæ (Leguminosæ-Mimosoideæ) de Malaisie, d'Australie et du Pacifique : les genres Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron et Serianthes (1ere partie).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 247-258.

Description d'une nouvelle espèce d'*Hedycarya (Monimiaceæ)* de Nouvelle-Calédonie et confirmation de l'existence d'une 2e espèce de ce genre en Australie

J. Jérémie

Résumé : Une nouvelle espèce d'*Hedycarya* (*H. perbracteolata* Jérémie), endémique des massifs micaschisteux du Nord-Est de la Nouvelle-Calédonie, est décrite et illustrée. Confirmation de l'appartenance au genre *Hedycarya* de *H. loxocarya* (Benth.) Francis, espèce endémique d'Australie, placée successivement dans les genres *Mollinedia*, *Wilkiea* et *Hedycarya* ; les fleurs ♂ et ♀ sont décrites et illustrées pour la première fois.

Summary : Description and illustration of a new species of *Hedycarya* (*H. perbracteolata* Jérémie), endemic to micaschist mountains in north-eastern New Caledonia. *Hedycarya loxocarya* (Benth.) Francis, an endemic species of Australia, formerly placed in *Mollinedia* and *Wilkiea*, then in *Hedycarya*, appears actually to belong to this last genus ; ♂ and ♀ flowers are described and illustrated for the first time.

Joël Jérémie, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Avant d'effectuer la révision de la famille des Monimiacées pour la Flore de la Nouvelle-Calédonie, nous avons été conduit à étudier la totalité du genre *Hedycarya* J. R. & G. Forster dont le nombre des espèces a été ramené de 25 environ à 11 (12 ?) (Jérémie, 1977 ; 1978 ; 1982). De nombreuses espèces ont été mises en synonymie (en particulier certaines décrites d'après un seul spécimen, soit ♂, soit ♀) ; trois espèces de la Nouvelle-Calédonie ont été réunies en une seule et placées dans un genre nouveau (*Kibaropsis* Vieillard ex Jérémie) ; trois autres espèces ont été exclues du genre *Hedycarya*. A ces 11 (12 ?) espèces (*H. erythrocarpa* Perkins est encore considéré comme une espèce douteuse puisque le type, *Le Rat 34 a*, Nouvelle-Calédonie, n'a toujours pas été retrouvé) nous en rajoutons aujourd'hui 2 autres : la première, néo-calédonienne, est une espèce nouvelle ; la deuxième, *H. loxocarya* (Benth.) Francis, décrite en 1870 avec doute dans le genre *Mollinedia* à partir d'un seul spécimen fructifère, qui nous semblait incertaine en 1978 et que nous avons omis de citer.

I. UNE NOUVELLE ESPÈCE D'*HEDYCARYA* DE NOUVELLE-CALÉDONIE

Ces dernières années, l'Herbier du Muséum de Paris s'est enrichi d'un abondant matériel provenant de la Nouvelle-Calédonie, récolté par H. S. MacKee du Muséum, les botanistes du Centre ORSTOM de Nouméa et quelques autres prospecteurs français et étrangers ; parmi ces derniers, G. McPherson, du Missouri Botanical Garden, nous a fait parvenir, en 1981-82, env. 1600 spécimens dont un nombre relativement important de Monimiacées ; cinq de ces récoltes, effectuées au Mt. Panié, n'ont pu être rapportées à aucun des taxons connus du genre *Hedycarya* ; ce matériel (fleurs ♂, fleurs ♀, fruits) nous permet de décrire de façon complète une nouvelle espèce d'*Hedycarya*, affine de *H. parvifolia* Perkins & Schltr.

Hedycarya perbracteolata Jérémie, *sp. nov.*

Dioica ; frutex 1,5 m vel arbor 5 m alta. Folia opposita-decussata (raro subopposita) ; lamina 3-7 × 1,2-3 cm, elliptica vel vix obovata, apice sæpe mucronata. Inflorescentiæ axillares et terminales, singulares, 10-18 mm longæ, pedunculo 10-18 bracteolas ferentes, receptaculo et pedunculo pubescentibus. Flores masculi, tepalis 5-7, staminibus 100-250 ; flores feminei, 5-6 tepalo-dentibus, carpellis 12-26. Drupæ ovoideæ, 10-13 × 9-11 mm, sessiles, epicarpio rubro deinde nigro ad maturitatem. A H. parvifolia Perkins & Schltr. *pedunculo pluribus bracteolis munito, inflorescentiis pubescentibus et receptaculo 5-7 lobato vel dentato præcipue differt.*

Type : *McPherson 3541*, Nouvelle-Calédonie, Mt. Panié, env. 20 km au NW de Hienghène, alt. env. 1450 m, fl. ♀, 15.1.1981 (holo-, P ! ; iso-, MO).

Arbuste ou petit arbre de 1,5-5 m de hauteur ; rameaux cylindriques, glabres (les très jeunes pubescents) et comprimés dans le plan des pétioles ; à la base des jeunes rameaux on observe parfois quelques écailles pérulaires qui constituaient l'enveloppe du jeune bourgeon. *Feuilles* opposées décussées, parfois sub-opposées, pétiolées, entières (rarement 1 ou 2 petites dents marginales vers le 1/4 supérieur du limbe). Pétiole long de 3-6 mm, glabre chez les feuilles adultes, pubérulent chez les très jeunes feuilles. Limbe elliptique à obové, luisant dessus et plus clair dessous sur le sec, brièvement atténué à la base, obtus et mucroné ou non au sommet, de 3-7 × 1,2-3 cm, glabre chez les feuilles adultes, pubescent chez les très jeunes feuilles ; nervure médiane à peine proéminente dessus et dessous ainsi que les 4-5 paires de nervures secondaires ; 2-3 assises de cellules hypodermiques sous l'épiderme supérieur ; grosses cellules sécrétrices dans les tissus parenchymateux et hypodermiques.

Plantes dioïques. *Inflorescences* à l'aisselle des feuilles et terminales, 1-flores ; pédoncule pubescent, muni sur toute sa longueur de 10-18 bractéoles longues de 1-3,5 mm, elles aussi pubescentes ; les bractéoles situées à la base des pédoncules sont plus petites et correspondent en fait aux écailles pérulaires qui enveloppaient le bourgeon floral ; les 2 ou 4 dernières bractéoles sont souvent plaquées contre le réceptacle. *Fleurs* ♂ longues de 12-18 mm, à pédoncule long de 10-16 mm ; réceptacle jaune-verdâtre, plan à l'anthèse, pubescent extérieurement, de 8-18 mm de diamètre, bordé de 5-7 pièces tépalaires aiguës au sommet, renfermant un grand nombre d'étamines (100-250) sessiles, longues de 1,8-2 mm, au connectif épais et très dilaté au-delà des loges polliniques qui sont séparées ; chaque loge est déhiscente



Pl. 1. — **Hedycarya perbracteolata** Jérémie : **1**, rameau florifère ♀ × 2/3 ; **2, 3**, fleur ♀ × 2,5 ; **4**, fleur ♀ en coupe longit. × 3,8 ; **5**, carpelle × 15,5 ; **6, 7**, carpelles en coupe longit. × 15,5 ; **8**, fleur ♂ en vue externe × 2,7 ; **9, 10**, réceptacle ♂ en vue interne et externe (pédoncule coupé) × 2,7 ; **11**, étamine de face et de profil × 9,7 ; **12**, jeunes fruits × 2,5 ; **13**, fruit à maturité × 2,5 ; **14**, graine × 2,5 ; **15**, coupe longit. d'une graine passant par l'embryon × 2,5 ; **16**, embryon × 13. (1-7, *McPherson 3541* ; 8-11, *McPherson 3532* ; 12-16, *McPherson 3559*).

par une fente longitudinale ; pollen simple (eumonades) sans apertures. *Fleurs* ♀ longues de 10-13 mm ; pédoncule long de 9-11 mm ; réceptacle jaune-verdâtre, cupuliforme puis plan à l'anthèse, pubescent extérieurement, de 6-8 mm de diamètre, bordé de 5-6 très petites dents tépalaires, contenant 12-26 carpelles sessiles longs de 1-2 mm, pubescent intérieurement entre les carpelles ; ovaire uniloculaire renfermant un unique ovule pendant et anatrope ; style pourvu de quelques poils au sommet.

Fruits : Le réceptacle devient convexe et porte des drupes ovoïdes, sessiles, rouge foncé puis noires à maturité, apiculées, longues de 10-13 mm ; mésocarpe sub-charnu, granuleux (sécrétion ?) ; graine albuminée, protégée par un endocarpe marron-noir et lisse, renfermant à son sommet un petit embryon droit, long de 2-3 mm, à 2 cotylédons.

Matériel étudié : Nouvelle-Calédonie, Mt. Panié : *McPherson* ***2391***, env. 20 km NW de Hienghène, env. 1600 m, 6.2.1980 (fl. ♀), P ; ***2397***, *ibid.* (fl. ♂), P ; ***3532***, *ibid.*, 15.1.1981 (fl. ♂) P ; ***3541***, *ibid.*, env. 1450 m, 15.1.1981 (fl. ♀), P ; ***3559***, *ibid.*, 17.1.1981 (fl. ♀, fr.), P ; *Schmid* ***1534***, 1200-1500 m, 19.9.1966 (j. fr.), NOU ; ***1534 bis***, 1500 m, 19.9.1966 (fr.), NOU ; ***4145***, 1.10. 1972 (fr.), NOU ; *Veillon* ***576***, env. 1200 m, 15.12.1965 (fl. ♂), NOU ; ***577***, *ibid.* (fr.), NOU ; ***3620***, 700-1300 m, 7.7.1978 (fr.), P.

Lors du traitement de la famille des Monimiacées pour la Flore de la Nouvelle-Calédonie, nous avons rapporté à *H. parvifolia* Perkins & Schltr. les spécimens, autres que ceux de McPherson, cités ci-dessus à cause de la ressemblance de l'appareil végétatif et des inflorescences 1-flores axillaires et terminales ; ces récoltes, ne présentant pour la plupart que des fruits, ne nous permettaient pas de distinguer avec certitude un taxon nouveau, les bractéoles et les poils des pédoncules et réceptacles étant souvent caduques ou peu visibles sur les infrutescences.

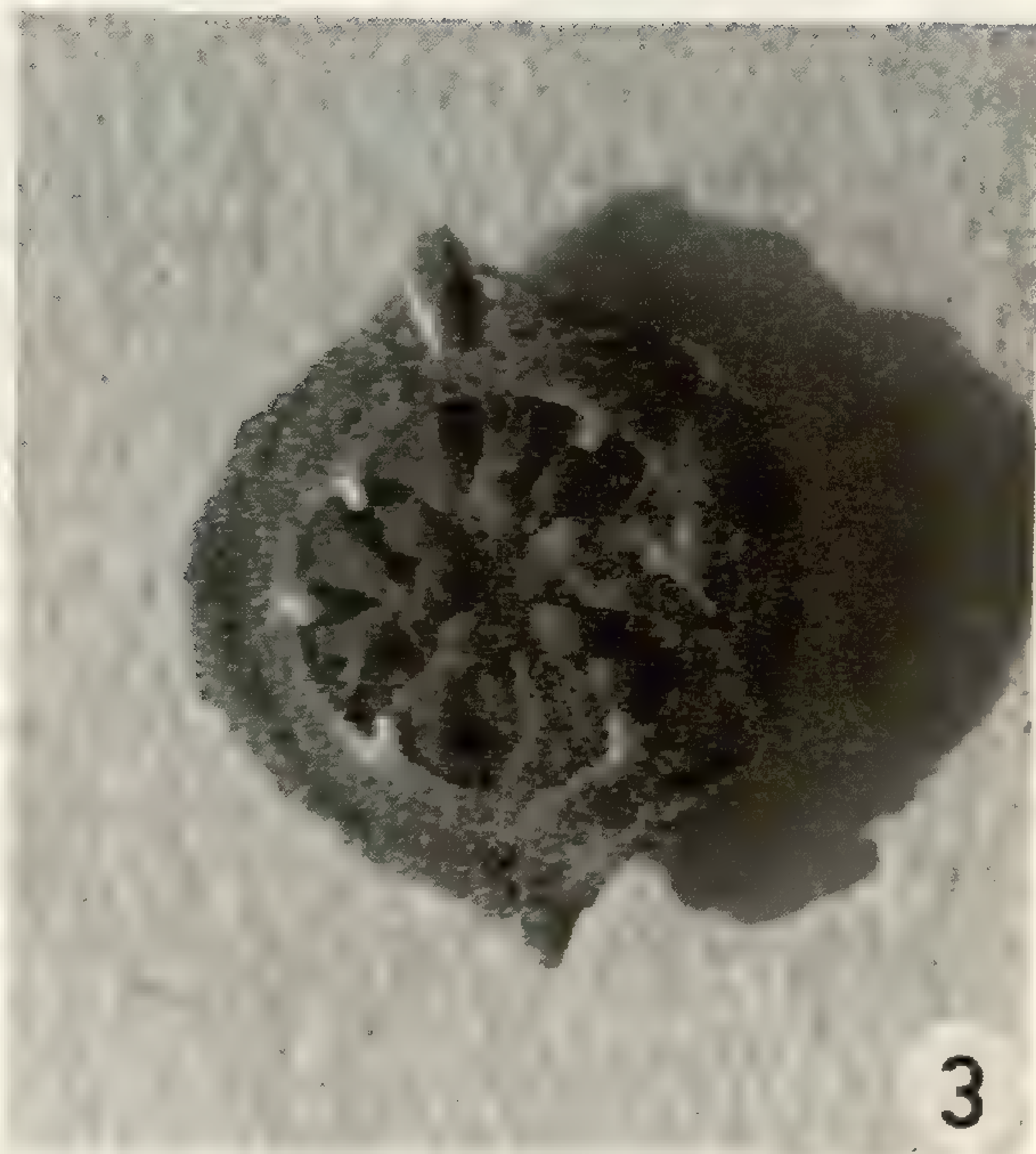
H. perbracteolata s'incorpore dans la clé des espèces présentée dans la Flore de la Nouvelle-Calédonie 11 : 130 (1982), qui est modifiée de la manière suivante :

1'. Fleurs à la fois à l'aisselle des feuilles et en position terminale.
- 7. Feuilles à limbe elliptique à obové, non linéaire, dont le rapport longueur/largeur varie de 1,5 à 2,5 ; 4-6 paires de nervures secondaires.
  - 8. Bractéoles 10-18, longues de 1-3,5 mm, s'échelonnant sur tout le pédoncule et jusque sur le réceptacle ; pédoncules pubescents ; réceptacles ♂ et ♀ pubescents extérieurement et présentant sur la marge 5-7 dents ou lobes tépalaires. . . . . *H. perbracteolata*
  - 8'. Bractéoles 2-4, longues de 0,5-1 mm, présentes seulement sur le 1/3 inférieur des pédoncules ; pédoncules généralement glabres ; réceptacles ♂ et ♀ généralement glabres extérieurement, à marge entière sans dents ni lobes tépalaires. . . . . *H. parvifolia* [1]
- 7'. Feuilles à limbe linéaire, étroitement elliptique-oblong, dont le rapport longueur/largeur varie de 5,5 à 7 ; 10-14 paires de nervures secondaires. . . . . *H. rivularis*

Notes : *Hedycarya perbracteolata* a été récolté sur sols acides dans le massif micaschisteux du Nord-Est de la Nouvelle-Calédonie, sur le Mt. Panié, entre 700 et 1600 m d'altitude ; cette région, relativement humide, reçoit 3 à 8 m de pluie par an (Schmid, 1982). Les popu-

1. Dans nos travaux sur le genre *Hedycarya* (Jérémie, 1978 ; 1982) nous avons limité à 10 le nombre de carpelles présents à l'intérieur des réceptacles ♀ de *H. parvifolia* Perk. & Schltr. ; en réalité, l'observation de spécimens récoltés récemment a montré que ce nombre était parfois plus élevé, de l'ordre d'une vingtaine.









Pl. 2. — **Hedycarya perbracteolata** Jérémie : **1**, fleur ♂ à l'extrémité d'un rameau × 3,2 ; **2**, fleur : ♀ × 3,4 ; **3**, réceptacle ♀ isolé, vu de dessus × 6 ; **4**, jeune drupe portée par le réceptacle × 3,2. (1, *McPherson 2397* ; 2, *McPherson 3541* ; 3, *McPherson 2391* ; 4, *McPherson 3559*). Photos J. Jérémie.

lations de cette espèce se trouvent plus précisément sur les pentes fortes du Mt. Panié et forment avec des représentants de diverses familles (*Metrosideros spp.* à fleurs rouges, Myrtacées ; Myrsinacées ; Eléocarpacées ; Rubiacées ; etc.) un maquis dense de 3-5 m de hauteur. Ces hauts massifs du Nord-Est (Roche Ouaième, Mt. Panié, Mt. Colnett, Mt. Ignambi) renferment un nombre relativement important d'espèces (une cinquantaine) non connues ailleurs (micro-endémisme) ; parmi elles figurent 2 Gymnospermes (*Agathis montana* de Laub. et *Araucaria schmidii* de Laub. du Mt. Panié) et 2 Palmiers (*Lavoixia macrocarpa* Moore, du Mt. Panié, et *Brongniartikentia lanuginosa* Moore trouvé sur les 3 premiers massifs cités). — Communication verbale de M. Schmid.

Dans l'Herbier de Paris, 3 autres spécimens fructifères récoltés sur ces massifs du Nord-Est (*McPherson 2203, Pusset & Chauvière 92*, Mt. Panié ; *Schmid 577*, Ignambi) montrent des infrutescences solitaires, terminales, sans trace de poils et de cicatrices bractéolaires sur les pédoncules et réceptacles, et des feuilles plutôt lancolées ; de plus, les drupes ne sont pas tout à fait identiques à celles de *H. perbracteolata.* Aussi, en l'absence de matériel florifère, ces échantillons sont provisoirement rattachés à *H. parvifolia.*

II. CONFIRMATION DE L'EXISTENCE D'UNE 2e ESPÈCE AUSTRALIENNE D'*HEDYCARYA*

En 1870, Bentham a décrit dans le genre *Mollinedia,* mais avec doute, une nouvelle espèce d'Australie (Queensland), *M. ? loxocarya,* d'après un unique échantillon en fruit récolté à Rockingham Bay par Dallachy. En 1911, Perkins, à la suite de l'observation d'une feuille et de quelques drupes du spécimen de Dallachy reçues du Kew Herbarium, plaçait cette espèce dans le genre *Wilkiea,* tout en précisant qu'en l'absence de fleurs ♂ et ♀ il lui était difficile de dire avec certitude si l'espèce appartenait au genre *Wilkiea* ou au genre *Hedycarya* et que c'est très provisoirement qu'elle la rattachait aux *Wilkiea.* Vingt ans plus tard, Francis (1931) plaçait cette espèce dans le genre *Hedycarya* à la suite de l'examen d'un spécimen à fleurs ♂, incomplet et en très mauvais état (*Ladbrook & Michael 173,* Johnstone River, N. Queensland) ; Francis précisait qu'il lui était impossible de donner une bonne description de cette espèce en raison de l'état de l'inflorescence.

Dans notre révision des *Hedycarya* (Jérémie, 1978), cette espèce, que nous considérions comme douteuse, n'a pas été retenue en raison de l'absence de spécimen satisfaisant. Aujourd'hui, grâce au matériel (herbier et inflorescences dans l'alcool) que nous ont communiqué F. B. Sampson (Wellington, Nelle.-Zélande) et D. B. Foreman (Armidale, Australie), nous sommes en mesure de confirmer, à la suite de Sampson (1982, p. 13, *addendum*), le rattachement de cette espèce au genre *Hedycarya* et d'en donner pour la première fois une description des fleurs ♂ et ♀.

Hedycarya loxocarya (Benth.) Francis

Kew Bull. 1931 : 458 (1931).
— *Mollinedia ? loxocarya* Benth., Fl. Austral. 5 : 287 (1870).
— *Wilkiea loxocarya* (Benth.) Perkins, Pflanzenreich 4 (101), Nachträge : 27 (1911).

Type : *Dallachy s.n.*, Australie, Queensland, Rockingham Bay (holo-, K !).



Pl. 3. — **Hedycarya loxocarya** (Benth.) Francis : **1**, rameau florifère ♂ × 2/3 ; **2**, fleur ♂ en bouton × 3,5 ; **3**, fleur ♂ × 3,5 ; **4**, fleur ♂ en coupe longit. × 4 ; **5**, tépales de 3 cycles différents (fleur ♂) × 6 ; **6**, tépale interne portant 3 loges d'anthère × 14,5 ; **7, 7′, 7″**, étamine en vue externe, interne et de profil × 14,5 ; **8**, étamine prélevée au centre d'un réceptacle ♂ × 14,5 ; **9**, fleur ♀ à l'anthèse × 4 ; **10**, réceptacle ♀ vu de dessus (tépales et carpelles enlevés) × 4 ; **11**, tépale externe (fleur ♀) × 8,7 ; **12**, tépale interne, de face et de profil (fleur ♀) × 8,7 ; **13**, pièce tépalo-carpellaire, entière et en coupe longit. × 21 ; **14**, carpelle stérile, entier et en coupe longit. × 21 ; **15**, carpelle fertile, entier et en coupe longit. passant par l'ovule × 15 ; **16**, tissus de l'ovaire enlevés pour montrer l'ovule pendant × 15 ; **17**, fruit × 2,3 ; **18**, graine × 2,7 ; **19**, coupe longit. d'une graine passant par l'embryon × 2,7 ; **20**, embryon × 10,5. (1, 9-16, *Gray 991* ; 2-8, *Foreman 101* ; 17-20, *Dallachy s.n.*).

Arbre d'env. 20 m de hauteur, tronc d'env. 30 cm de diamètre, à écorce fissurée, s'écaillant (d'après B. Gray). Jeunes rameaux cylindriques, aplatis dans le plan des pétioles, finement rayés longitudinalement sur le sec, pubérulents. Feuilles opposées (parfois sub-opposées), décussées, entières, pétiolées. Pétiole long de 10-20 mm, canaliculé dessus, arrondi dessous, pubérulent. Limbe elliptique à obové, de 7-15 × 2,5-5,5 cm, glabre ou à pubérulence très éparse dessous et dessus ; sommet obtus, parfois sub-acuminé, avec un très petit mucron ; base atténuée, parfois dissymétrique ; nervure médiane proéminente dessous, à pubérulence éparse dessous et dessus ; 7-11 paires de nervures secondaires brochidodromes ; marge révolutée à sec ; une assise de cellules hypodermiques sous l'épiderme supérieur ; cellules sécrétrices dans les tissus parenchymateux.

Plante dioïque. Inflorescences axillaires, en grappes simples ou composées, 5-12-flores, longues de 2-5 cm ; pédoncules, pédicelles et réceptacles à pubescence dense (poils argentés, apprimés, ascendants) ; pédoncule commun long de 10-25 mm, à pubescence moins dense vers la base ; bractéole longue de 1-4 mm à la base des pédicelles, parfois recaulescente.

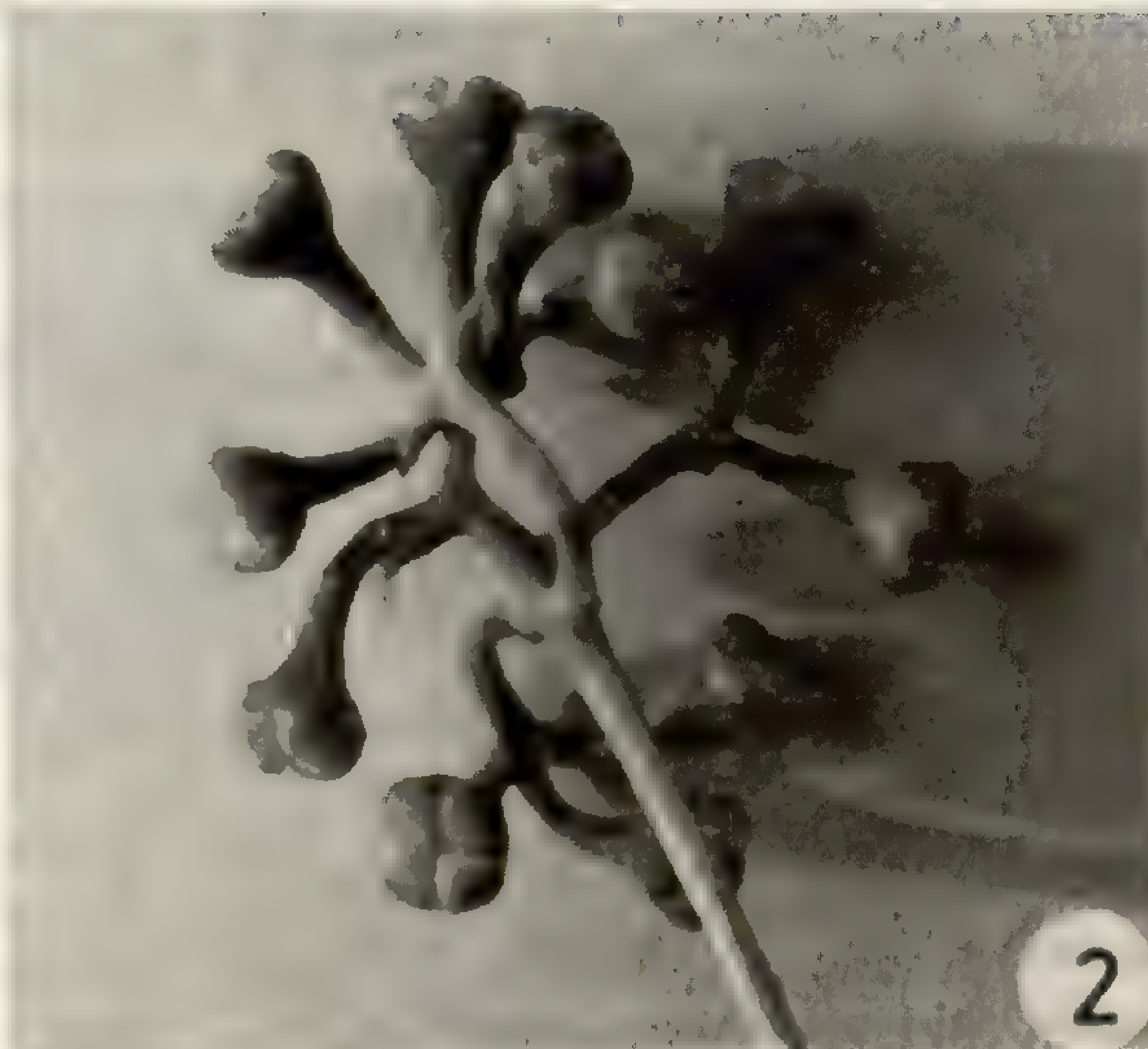
Fleur ♂ : Jeune réceptacle déprimé en son centre et complètement fermé par des tépales qui s'écartent au moment de l'anthèse. On trouve souvent un premier cycle de 4 tépales externes recouvrant un 2e cycle de 4 tépales internes, plus petits et alternes ; il existe parfois 1 ou 2 tépales intermédiaires entre ces 2 cycles ; un 3e cycle de 4 tépales, encore plus petits et alternant avec ceux du 2e cycle, a aussi été observé à plusieurs reprises. Tous ces tépales sont pubescents sur les 2 faces (beaucoup plus à la face externe), bombés, arrondis ou triangulaires, obtus (parfois aigus) au sommet. Réceptacle d'abord cupuliforme puis devenant presque plan, de 5-7 mm de diamètre, renfermant une centaine d'étamines sessiles longues de 1,2-1,6 mm et serrées les unes contre les autres ; anthères à loges presque jointives situées à la face externe de l'étamine et déhiscentes chacune par une fente longitudinale ; connectif élargi et assez longuement prolongé au-delà des loges (env. 1/3 de la longueur de l'étamine), entièrement recouvert de poils du côté externe, éparsement pubescent du côté interne ; les loges polliniques sont elles aussi pubescentes, mais de manière beaucoup plus éparse et localisée (souvent 2 rangées longitudinales de poils sur chaque loge). Pollen simple (eumonades), sans apertures, à tectum échinulé.

Fleur ♀ : Réceptacle cupuliforme, bordé de 4-6 tépales longs de 2-3 mm ; ces tépales sont bombés, triangulaires, à pubescence dense sur les 2 faces et ferment complètement la jeune fleur avant l'anthèse ; on observe presque toujours d'autres tépales (2-5) plus petits, internes et alternes aux précédents. Insérés à la base des tépales (face interne) ou sur le réceptacle, il y a 10-15 petits organes allongés (pièces tépalo-carpellaires ; voir note ci-dessous), d'env. 1 mm de longueur, entièrement couverts de poils dorés. Carpelles fertiles 30-40, sessiles, longs de 1,5-2 mm, à pubescence dense dorée dans la région ovarienne, insérés à la face interne poilue du réceptacle. Style glabre, arrondi au sommet ; ovaire uniloculaire, renfermant un seul ovule pendant, aplati, anatrope.

Infrutescences longues de 4-5 cm, à axes pubescents ; réceptacles devenus convexes portant des drupes sessiles, ovoïdes, longues de 9-11 mm, sub-acuminées et recourbées au sommet. Les graines, longues de 8-10 mm, ovoïdes, protégées par un endocarpe lignifié, albuminées, renferment au sommet un petit embryon droit, vertical, long d'env. 1,5 mm, à 2 cotylédons.

Nombre chromosomique : 2n = 38 (Ehrendorfer & al., 1968).











Pl. 4. — **Hedycarya loxocarya** (Benth.) Francis : **1**, inflorescences ♂ × 1,5 ; **2**, jeune inflorescence ♀ × 1,6 ; **3**, **4**, fleurs ♀ × 4,2 ; **5**, fruits × 1,6. (1, 2, *Foreman 101* ; 3, 4, *Gray 991* ; 5, *Dallachy s.n.*). Photos J. Jérémie.

Matériel étudié : Australie : *Dallachy s.n.*, Queensland, Rockingham Bay (fr.), K ; *Foreman 101*, s. loc. (fl. ♂), P ; *Gray 991*, State Forest Reserve 310 Gillies L. A., lat. 17°13′ S, long. 145° 42′ E, rainforest, 780 m, 8.9.1978 (fl. ♀), P.

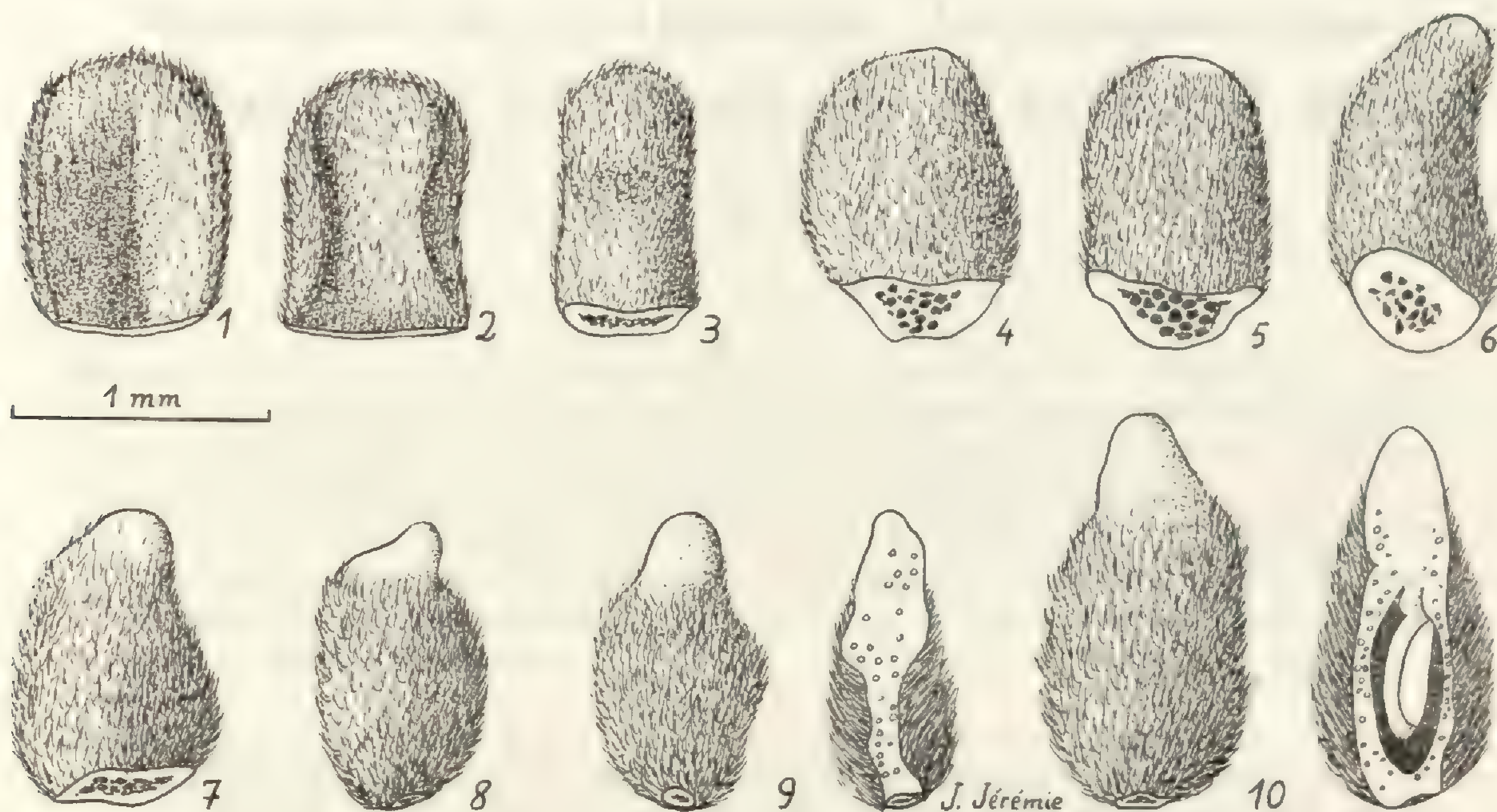
Le genre *Hedycarya* possède donc 2 représentants en Australie : *H. angustifolia* A. Cunningham et *H. loxocarya* (Benth.) Francis, tous deux endémiques ; les principales différences entre ces 2 espèces sont résumées dans le tableau ci-dessous.

Caractères	*H. angustifolia*	*H. loxocarya*
Feuilles	dentées	entières
Tépales (fleurs ♂)	8, valvaires	8-14, sur 2-3 cycles
Pièces tépalo-carpellaires	absentes	présentes
Connectif (au-delà des loges)	nul ou petit apicule	développé
Pollen	tétrade	simple (eumonade)
Tépales (fleurs ♀)	env. 10	4-6
Carpelles	glabres	ovaire très pubescent
Drupes (longueur)	3-3,5 mm	8-10 mm

Note : Les pièces florales allongées, situées à l'intérieur des réceptacles ♀, à la base des tépales, sont très particulières. Chez d'autres espèces d'*Hedycarya*, on observe parfois des carpelles stériles, dépourvus de loge et d'ovule, à la périphérie des carpelles fertiles (signalé chez *H. arborea* et *H. angustifolia* par Sampson, 1969). Les pièces observées chez *H. loxocarya* ne peuvent être toutes assimilées à des carpelles stériles ; la majorité d'entre-elles, isolées à la base des tépales et sans contact avec les carpelles, se présentent comme des pièces de transition, intermédiaires entre les tépales et les carpelles fertiles. En effet, nous avons observé des formes de passage entre les petits tépales internes et ces organes dont le plus grand nombre conserve la symétrie bilatérale des tépales ; de même, il existe des formes de transition entre ces pièces et les carpelles fertiles. Dans une séquence complète (qu'on peut mieux établir après l'examen de plusieurs réceptacles ♀), on assiste d'abord à une transformation des tépales qui sont repliés en gouttière, puis prennent l'aspect d'une masse allongée à symétrie bilatérale avant de devenir presque cylindrique ; ensuite, il se produit une différenciation du sommet (glabrescent puis glabre) qui prend progressivement l'aspect d'un style ; puis il y a constitution d'une région ovarienne et, morphologiquement, il s'agit déjà d'un carpelle bien qu'il soit de structure homogène, sans loge et stérile (nous n'avons observé qu'une seule fois un carpelle muni d'une loge et dépourvu d'ovule) ; enfin, lorsque l'ovule est formé, l'organe présente une structure de carpelle fertile. Ainsi, ces organes correspondent, selon leur état de différenciation, soit à des tépales modifiés, soit à des carpelles rudimentaires. — Pl. 5.

Les homologues de ces pièces tépalo-carpellaires n'ont pas été retrouvées dans les réceptacles ♂ ; nous n'avons observé qu'une seule fois un tépale du cycle interne portant extérieurement 3 loges d'anthère (2 grandes latérales et une petite médiane (Pl. 3, *6*) ; s'agit-il d'un stade intermédiaire entre tépales et étamines, comme il en existe chez des plantes

d'autres familles (*Renonculaceæ*, *Gomortegaceæ*, par exp.) ou bien d'une coalescence entre étamines ? Le nombre peu important de fleurs ♂ à notre disposition ne nous permet pas de répondre, pour l'instant, à cette question.



Pl. 5. — **Hedycarya loxocarya** (Benth.) Francis : tépales internes, pièces tépalo-carpellaires et carpelles observés dans plusieurs réceptacles ♀ ; de **1** à **5**, pièces à symétrie bilatérale ; de **7** à **10**, pièces à symétrie axiale ; à partir du stade **4**, le sommet commence à être dépourvu de poils et prend progressivement l'apparence d'un style. (*Gray 911*).

Remerciements : Nous tenons à remercier Mr. H. S. MacKee pour l'aide qu'il nous apporte depuis plusieurs années en nous communiquant d'abondantes et précieuses informations sur la flore néo-calédonienne et pour avoir relu et corrigé ce texte. Nous exprimons aussi notre reconnaissance à MM. D. B. Foreman, G. McPherson et F. B. Sampson qui nous ont fait parvenir des spécimens (herbier, matériel en alcool) sans lesquels cette étude n'aurait pu être effectuée.

BIBLIOGRAPHIE

Ehrendorfer, F., Krendl, F., Habeler, E. & Sauer, W., 1968. — Chromosome numbers and evolution in primitive angiosperms. *Taxon* 17 : 337-353.

Jérémie, J., 1977. — Étude des Monimiaceæ : Le genre Kibaropsis. *Adansonia*, ser. 2, 17 (1) : 79-87.

Jérémie, J., 1978. — Étude des Monimiaceæ : Révision du genre Hedycarya. *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 25-53.

Jérémie, J., 1982. — Monimiacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances* 11 : 127-155.

Sampson, F. B., 1969. — Studies on the Monimiaceæ. I. Floral morphology and gametophyte development of Hedycarya arborea J. R. & G. Forst. (subfamily Monimioideæ). *Aust. J. Bot.* 17 : 403-424.

Sampson, F. B., 1982. — Variation in position of the nascent generative cell in pollen of Hedycarya (Monimiaceæ). *Grana* 21 : 9-14.

Schmid, M., 1982. — Endémisme et spéciation en Nouvelle-Calédonie. *C. R. Soc. Biogéogr.* 58 (2) : 52-60.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 259-282.

Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. *(Piperaceæ)* et les genres affines

P. BLANC & K. ANDRAOS

Résumé : Les *Piper* sont caractérisés par une dynamique de croissance de base très homogène : la tige principale est monopodiale et les tiges latérales sont édifiées par un enchaînement linéaire d'articles monophylles à une cataphylle, une feuille assimilatrice et une inflorescence terminale. Il est montré que des variations importantes dans le port (prostré, dressé, lianescent ou traçant) la physionomie, le type d'habitat et les modalités d'occupation de l'espace, sont dues à des différences minimes dans la dynamique de croissance ; ces différences concernent essentiellement la tige principale monopodiale dont la croissance est plus ou moins prolongée.

Summary : The growth habits are very uniform in the genus *Piper* : the main stem is monopodial and the lateral stems are sympodial, the last ones are built by a linear succession of monophyllous modules which produce one cataphyll, one foliage leaf and one terminal inflorescence. It is shown that important variations concerning the habit (prostrate, erect, climbing or running), the physionomy, the type of habitat and the strategic patterns of space occupation, are owed to small differences in the growth habits ; these differences are esssentially related to the duration of the growth of the main monopodial stem.

Patrick Blanc & Katia Andraos, Laboratoire de Botanique tropicale, Université Pierre & Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Le genre *Piper* L. regroupe environ 2000 espèces d'arbustes et de lianes (AIRY SHAW, 1973 ; MADISON, 1977) réparties essentiellement dans les forêts humides d'Amérique et d'Asie tropicales. Les espèces de *Piper* sont caractérisées par une inflorescence unique et terminale, et toujours opposée à une feuille assimilatrice. Cette inflorescence est un spadice dont chaque fleur, sessile et dépourvue de périanthe, est axillée par une bractée généralement peltée ; l'ovaire est uniloculaire et possède un seul ovule basal orthotrope ; les étamines, au nombre de 1 à 10, sont habituellement réunies en un ou deux verticilles de 3. Quelques genres pauci-spécifiques renferment une cinquantaine d'espèces qui se distinguent de *Piper* par leurs inflorescences latérales (*Lepianthes* [1] Rafin., *Sarcorhachis* Trel. et *Macropiper* Miq.) ou par leurs fleurs pédicellées (*Ottonia* Sprengl., *Arctottonia* Trel., *Zippelia* Bl.). Les espèces de *Piper* [2] ont été observées dans leur milieu en Guyane française et en Asie du Sud-Est

1. SMITH (1975) rappelle qu'en 1839, KUNTH et MIQUEL décrivent séparément une même plante nommée *Heckeria* par KUNTH et *Pothomorphe* par MIQUEL ; or, la même espèce avait été décrite valablement un an plus tôt par RAFINESQUE sous le nom de *Lepianthes*.
2. Les échantillons de référence sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

(Thaïlande, Malaisie, Indonésie). Des observations complémentaires ont été faites dans les Jardins Botaniques de Münich, Nancy, Lyon, dans les serres du jardin municipal de la ville de Paris et dans les serres du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Une vingtaine d'espèces ont été suivies en culture au laboratoire. D'autres informations ont pu être recueillies à partir de l'examen d'échantillons conservés dans l'herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Si l'appareil floral de *Piper* et des genres affines se rapproche beaucoup de celui de *Peperomia* Ruiz & Pav., l'autre grand genre de *Piperaceæ* (environ 1000 espèces), l'appareil végétatif se distingue par contre par une lignification de la tige : les *Peperomia* possèdent des tissus crassulescents et la rigidité de la tige est assurée par un anneau périphérique de collenchyme alors que les *Piper* possèdent un anneau de sclérenchyme à la périphérie du cercle externe de faisceaux vasculaires ; généralement, pour les espèces à fort développement, le cambium intra-fasciculaire, qui devient parfois continu, donne des tissus secondaires importants (Pluszcewski, 1885 ; Rousseau, 1927 ; Balfour, 1958).

TRAITS DE LA DYNAMIQUE DE CROISSANCE COMMUNS AUX DIFFÉRENTES ESPÈCES DE *PIPER*

L'axe épicotylé, issu de la germination, est orthotrope, monopodial, à phyllotaxie spiralée ; la croissance monopodiale de cette tige est indéfinie ou limitée. Les méristèmes axillaires des feuilles se développent habituellement de façon immédiate, dès que la feuille axillante se détache du bourgeon terminal, sans passer par une phase de latence (Pl. 2, *1*, *2*). Les tiges latérales, issues du développement de ces méristèmes axillaires, sont plagiotropes et la phyllotaxie est distique ou sub-distique. La floraison apparaît toujours sur ces branches latérales qui peuvent être éventuellement ramifiées. L'ordre de ramification semble rarement être supérieur à 4, c'est-à-dire que la branche latérale donne une série de tiges latérales qui peuvent elles-mêmes se ramifier ; suivant les espèces, les inflorescences apparaissent indifféremment sur les tiges d'ordre 2, 3 ou 4 (*P. unguiculatum* Ruiz & Pav.) alors que d'autres espèces comme *P. nigrum* L. ne produisent habituellement des inflorescences que sur les tiges d'ordre 3 ou 4 (Maistre, 1964) ; de nombreuses espèces, comme *P. auritum* H. B. & K., ont leurs branches latérales non ramifiées et les inflorescences apparaissent toutes sur ces tiges d'ordre 2 (Pl. 2, *3*).

L'inflorescence étant terminale, ces tiges latérales sont sympodiales et chaque élément du sympode, ou article, est constitué d'une préfeuille unique (cataphylle), d'une feuille assimilatrice et d'une inflorescence (articles monophylles) ; lorsque l'inflorescence ne se développe pas, on observe une parenchymatisation du méristème terminal, au moins chez *P. unguiculatum* (Blanc & Andraos, 1982). Chez certaines espèces comme *P. carrilloanum*, les inflorescences se développent, en culture, jusqu'à un certain stade puis tombent avant d'atteindre leur maturité. Chaque article qui prolonge la tige sympodiale est donc unique (sympode monochasial) et il a pour origine le méristème axillaire de la feuille assimilatrice ; ce méristème se développe également de façon immédiate, sans passer par une phase de latence. Le méristème axillé par la cataphylle donne un bourgeon qui entre en phase de latence après avoir formé un ou deux articles monophylles dont les pièces foliaires restent



Pl. 1. — Aspect général du port chez quelques espèces arbustives dressées ou prostrées dans le genre **Piper** : **1, P. auritum** H. B. & K. ; **2, P. carrilloanum** C. DC. ; **3, P. sp.** du sous-bois guyanais ; **4, P. bicolor** Yun. ; **5, P. leprieurei** Pulle ; **6, P. humistratum** Kramer & Görts. Individus cultivés en serre, sauf pour la fig. 3.

au stade d'ébauches. Ce bourgeon pourra se développer ultérieurement, spontanément si c'est une espèce à branches latérales ramifiées, ou à la suite d'un traumatisme de la branche latérale si c'est une espèce à branches latérales non ramifiées. Pour chaque article monophylle, l'entre-nœud situé sous la cataphylle (hypoprophylle), est toujours sub-nul alors que l'entre-nœud situé entre la cataphylle et la feuille assimilatrice est développé ; ce sont ces derniers entre-nœuds qui sont seuls responsables de l'élongation de la tige latérale.

Chaque nouvel axe est antidrome par rapport à l'axe dont il est issu, c'est-à-dire que le sens des hélices foliaires s'inverse à chaque ramification ; cela se repère aisément chez les espèces de *Piper* à feuilles nettement asymétriques car l'antidromie est toujours liée à l'asymétrie foliaire : les feuilles produites par une même tige, selon une croissance monopodiale, ont toujours la même moitié de limbe plus développée, alors que les feuilles des tiges latérales, sympodiales, correspondant chacune à un article différent, ont successivement l'une ou l'autre moitié plus développée (Pl. 2, *2*, *3*).

La tige principale orthotrope monopodiale, à croissance continue et non florifère, et les tiges latérales plagiotropes, sympodiales par floraison apicale, permettent de rattacher ce mode de croissance au modèle de Petit, tel qu'il est défini par Hallé, Oldeman & Tomlinson (1978). Nous verrons cependant que de nombreuses variations apparaissent autour de ce modèle, notamment par rapport à la croissance indéfinie ou définie de la tige principale.

Ainsi, chez les *Piper*, le méristème axillaire de chaque feuille assimilatrice se développe immédiatement et constitue le départ d'une branche latérale si ce méristème est axillé par une feuille de tige principale monopodiale, ou un article monophylle prolongeant le sympode, si ce méristème est axillé par une feuille de branche latérale ; dans le premier cas, il y a donc une ramification d'un point de vue physionomique (la branche latérale étant d'ordre 2) alors que, dans le second cas, il n'y a que prolongement de la branche d'ordre 2, le phénomène de ramification n'étant pas décelable d'un point de vue physionomique. Mais, dans chacun de ces deux modes de ramification, le méristème axillaire utilisé est toujours remplacé par un autre méristème qui donne un bourgeon latent alors situé en position extra-axillaire (Pl. 3) ; ce bourgeon est, en fait, axillé par la préfeuille de l'article issu du développement immédiat du méristème axillaire de la feuille assimilatrice ; cette préfeuille étant rapidement caduque, et l'hypoprophylle étant sub-nul, ce bourgeon décalé semble axillé par la feuille assimilatrice. D'un point de vue biologique, ce phénomène permet à la plante d'avoir toujours un bourgeon latent après chaque feuille assimilatrice et cela bien qu'il y ait eu ramification. Si ce bourgeon latent se développe, spontanément ou à la suite d'un traumatisme, le même phénomène se reproduit et un nouveau bourgeon latent reste en place au même nœud (Pl. 2, *7*) ; on peut ainsi avoir quatre ou cinq tiges issues d'un même nœud, ce qui pourrait évoquer, a priori, des bourgeons sériaux alors qu'en fait chaque tige est issue du bourgeon de la préfeuille d'une tige précédente. Cet enchaînement de tiges, au niveau d'un même nœud, est rare sur les branches plagiotropes mais, dans ce cas, chaque nouvelle tige est également plagiotrope et sympodiale. Le phénomène est plus fréquent sur les tiges principales monopodiales et, dans ce cas, chaque nouvelle tige est également orthotrope et monopodiale et prend la fonction d'une nouvelle tige principale. C'est par ce phénomène de ramification par enchaînement que certaines espèces arbustives forment des touffes importantes dont toutes les tiges principales équivalentes sont issues les unes des autres au niveau du collet (Pl. 2, *6*). Ces tiges, qui apparaissent successivement au niveau d'un même



Pl. 2. — Modes de ramification dans le genre **Piper** : **1**, **P. auritum** H. B. & K. : tige principale monopodiale à phyllotaxie spiralée ; la ramification est continue, à l'aisselle de chaque feuille assimilatrice ; noter le renflement de la base des nœuds, caractéristique des *Piper* ; **2**, **P. chaba** L. : extrémité de tige principale monopodiale ; la tige latérale sympodiale et florifère se développe de façon immédiate ; noter la faible asymétrie de la base des feuilles de la tige principale (Fpn et Fpn-1) et l'asymétrie marquée de la base de la feuille de la jeune tige latérale (Fl) ; **3**, **P. auritum** H. B. & K. : tige latérale non ramifiée ; **4**, **P. bredemeyeri** Jacq. : tige latérale ramifiée de façon continue ; **5**, **P. unguiculatum** Ruiz & Pav. : tige latérale formant une fourche ; **6**, **P. unguiculatum** : tiges principales monopodiales issues du collet ; **7**, **P. bredemeyeri** : tiges monopodiales surnuméraires apparaissant sur la tige principale (réitération) ; noter le faible diamètre de la tige latérale sympodiale (Tl) par rapport aux tiges monopodiales (Tp, R_1 et R_2) ; le bourgeon latent (bl) est le bourgeon axillaire de la préfeuille de la plus jeune réitération (R_2). Individus cultivés en serre.

nœud, sont à rattacher aux réitérations, au sens de Hallé & al. (1978), lorsqu'elles apparaissent sur les parties aériennes de tiges, monopodiales ou sympodiales, mais, lorsqu'elles apparaissent au niveau du collet, il est difficile de dire si ces tiges font partie, ou non, du modèle architectural ; il est sûr que ce mode de ramification permet une grande adaptation au milieu, et une même espèce, comme *P. unguiculatum*, a tendance à former de nombreuses tiges à croissance limitée issues du collet lorsqu'elle est jeune et à ne former que quelques tiges à croissance prolongée lorsqu'elle devient plus vigoureuse (Pl. 5, *3*). La lumière semble également jouer un rôle important dans la formation de touffes ou d'individus solitaires ; une espèce comme *P. aduncum* L. produit habituellement une seule tige principale lorsqu'elle pousse en pleine lumière dans un châblis récent alors qu'elle tend à émettre plusieurs tiges dans des zones plus sombres ou sur des pentes (Pl. 5, *2*).

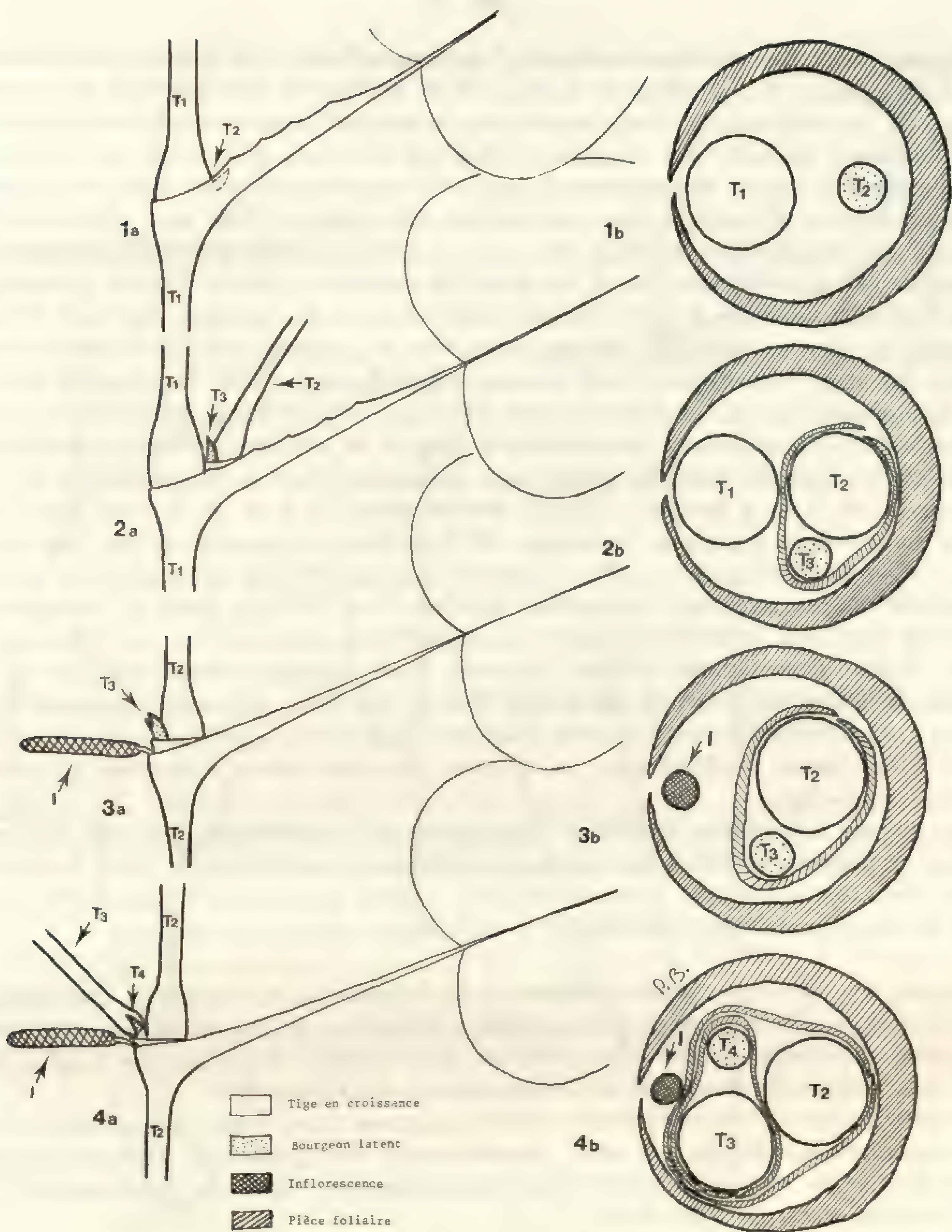
Les *Piper* présentent deux tendances extrêmes dans le port : le port arbustif et le port lianescent. Les lianes sont rares en Amérique (Burger, 1972, cite 7 à 8 espèces sur les 150 d'Amérique centrale) alors qu'elles sont beaucoup plus fréquentes en Asie (Ridley, 1924, cite une soixantaine de lianes sur les 75 *Piper* de Malaisie). Certains caractères morphologiques ou de dynamique de croissance sont directement liés au port et il faut souligner que les espèces arbustives sont plus aisées à étudier que certaines espèces lianescentes qui ne se ramifient que dans la couronne des arbres. Un troisième type de port, beaucoup plus rare, a été découvert chez *P. lolot* C. DC. qui est une espèce naturalisée au Jardin Botanique de Singapour et cultivée dans les serres de l'Université d'Orsay : des tiges traçantes émettent, de place en place, des tiges dressées tout à fait comparables à un individu d'une espèce arbustive.

ESPÈCES ARBUSTIVES

Sous cette appellation d'arbustes seront regroupées toutes les espèces se tenant dressées et dont les différentes phases du développement ne nécessitent pas la présence d'un support. La hauteur de la plante varie entre quelques centimètres pour des espèces de sous-bois à une dizaine de mètres de hauteur pour certaines espèces arborescentes pionnières ou de forêt.

La principale variante, dans la dynamique de croissance et la physionomie de ces espèces arbustives, affecte la tige principale orthotrope dont la croissance peut être indéfinie ou définie. Habituellement, lorsque la croissance de cette tige principale est théoriquement indéfinie (*P. auritum* H. B. & K., *P. bredemeyeri* Jacq., *P. chaba* Bl., *P. unguiculatum* Ruiz & Pav., *P. bicolor* Yun...), la ramification est continue le long de la tige, c'est-à-dire qu'à l'aisselle de chaque feuille assimilatrice, une branche latérale plagiotrope se développe. Cette branche peut être non ramifiée (*P. auritum*) (Pl. 2, *1*, *3*), former une fourche (*P. unguiculatum*) (Pl. 2, *5*) ou être plus ou moins ramifiée, de façon non prévisible et dépendant des conditions d'éclairement et de vigueur de la plante (*P. bredemeyeri*) (Pl. 2, *4*). Cette croissance indéfinie de la tige principale ne se retrouve que chez des grandes espèces atteignant normalement plusieurs mètres de hauteur, en forêt comme en zone dégagée.

Chez les espèces de sous-bois observées, ne mesurant que quelques centimètres à 2 ou 3 mètres, la tige principale monopodiale interrompt sa croissance à une certaine hauteur qui correspond à la hauteur définitive de la plante. Cet arrêt de croissance correspond à une



Pl. 3. — Vue externe et reconstitution schématique en section transversale du complexe nodal chez **Piper carrilloanum** C. DC. : **1** et **2**, tige principale monopodiale ; la feuille possède une gaine développée ; **1**, tige non ramifiée ; le bourgeon axillaire de la feuille est en repos ; **2**, tige ramifiée ; le méristème axillaire de la feuille donne la tige latérale sympodiale ; le bourgeon axillaire de la préfeuille du premier article de cette tige latérale est en repos ; **3** et **4**, tige latérale sympodiale ; la feuille possède une gaine réduite ; **3**, tige non ramifiée ; le bourgeon axillaire de la préfeuille du relais de croissance est en repos ; **4**, tige ramifiée ; la tige latérale est opposée à la feuille, contrairement au cas de la figure 2 ; chaque nouvelle tige en croissance est remplacée par un bourgeon latent axillé par la préfeuille de cette tige. T_1 : tige principale monopodiale, d'ordre 1 ; T_2 : tige latérale sympodiale, d'ordre 2 ; T_3 : tige latérale sympodiale, d'ordre 3 ; T_4, bourgeon susceptible de donner une tige latérale d'ordre 4 ; I : inflorescence.

parenchymatisation du méristème terminal (*P. leprieurei* Pulle..., Pl. 5, *1*) ou à sa transformation en inflorescence (*P. carrilloanum* C. DC., Pl. 8, *2*). Suivant les espèces et les conditions mésologiques, la ramification le long de cette tige monopodiale peut être diffuse ou continue ; chez *P. leprieurei*, les individus récoltés en sous-bois guyanais présentent une ramification diffuse, l'individu n'ayant habituellement que 2 à 3 branches latérales alors que les mêmes plantes cultivées au laboratoire, sous une lumière plus intense (1500 lux), présentent habituellement une ramification continue (Pl. 5, *1*). L'arrêt de croissance de la tige principale monopodiale est généralement liée à un début de courbure tendant vers la plagiotropie ; c'est alors généralement la dernière branche latérale, issue du bourgeon axillaire de la dernière feuille de tige monopodiale, qui se place dans le prolongement de la tige principale dans une direction horizontale. Sans examen attentif, on a alors l'impression que c'est la tige monopodiale qui se couche et devient florifère. Certains exemplaires de *P. leprieurei* ne présentent d'ailleurs aucune ramification le long de la tige monopodiale et seule la dernière aisselle produit une branche plagiotrope sympodiale dans le prolongement de la tige monopodiale (Pl. 5, *1*, à gauche). Chez *P. humistratum* (Pl. 1, *6* ; 8, *1*), une petite espèce prostrée du sous-bois guyanais, l'ensemble de la plante ne présente qu'une tige couchée sur le sol et enracinée de place en place à certains nœuds, cette tige passant d'une croissance monopodiale à une croissance sympodiale florifère. Sur les tiges âgées et défeuillées des plantes non ramifiées, la distinction entre monopode et sympode se fait par l'examen de la position du bourgeon axillaire qui est au centre de la cicatrice foliaire dans le cas d'une croissance monopodiale et déjeté sur le côté dans le cas d'une croissance sympodiale (nous avons vu que ce bourgeon correspondait alors au bourgeon de la préfeuille du nouvel axe) ; lorsque l'inflorescence se développe, sa cicatrice ne laisse aucun doute sur la croissance sympodiale de la tige.

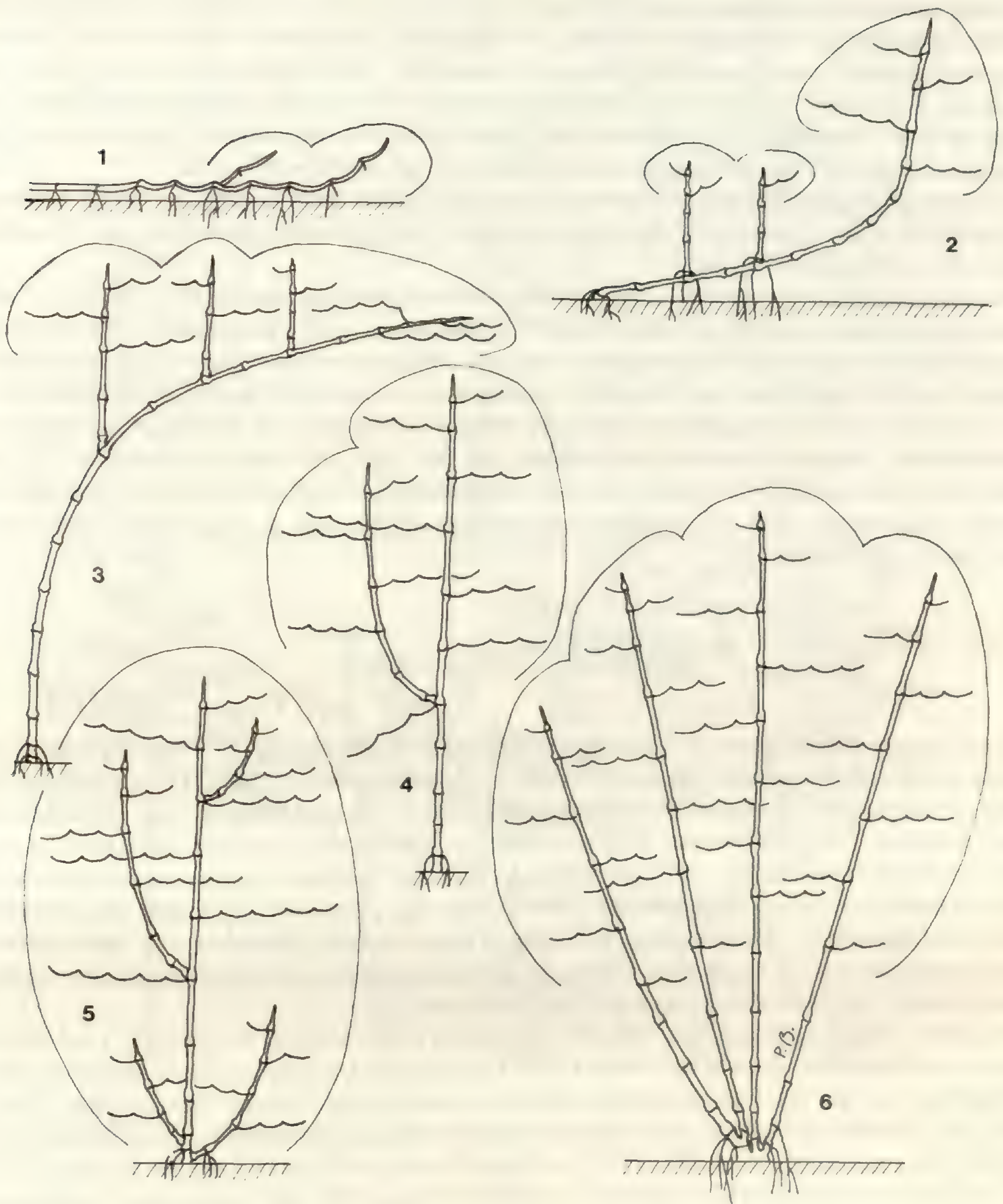
Des racines adventives aériennes n'apparaissent généralement pas sur des espèces arbustives mais certains vieux exemplaires de différentes espèces ont la base de leur tronc qui émet des racines-échasses. Certaines espèces, comme *P. auritum*, forment des drageons et cette multiplication végétative permet à la plante de coloniser le terrain.

Le port des différentes espèces dépend de la dynamique de croissance, principalement en ce qui concerne la croissance monopodiale indéfinie ou définie de la tige principale, la ramification éventuelle des branches latérales, la possibilité de former des touffes basales ou un tronc unique, la fréquence et l'emplacement des réitérations.

Le port dressé régulier se rencontre chez les espèces à tige principale unique et à croissance monopodiale indéfinie ; ce sont, généralement, des plantes de plusieurs mètres de hauteur et dont les branches latérales sont éventuellement ramifiées (*P. aduncum*, *P. auritum*, *P. bredemeyeri*, ...). — Pl. 1, *1* ; 5, *2*.

Le port en boule se rencontre chez *P. bicolor* (Pl. 1, *4*) qui est une espèce cultivée, à tiges légèrement divariquées et dont la tige principale, habituellement unique, présente, tout au long, et de place en place, des réitérations orthotropes qui sont à leur tour ramifiées. Cette forte tendance à la réitération entraîne le développement de nombreuses branches latérales qui sont elles-mêmes peu ramifiées.

Certaines espèces comme *P. unguiculatum* sont des arbustes dressés à nombreuses tiges monopodiales issues du collet. Ces tiges se soutiennent elles-mêmes chez les jeunes individus mais, au fur et à mesure que la plante devient plus vigoureuse, ces tiges prennent



Pl. 4. — Différentes modalités de la réitération dans le genre **Piper** : les tiges réitérées sont monopodiales et sont insérées sur la tige principale monopodiale, sauf chez *P. humistratum* Kramer & Görts ; **1, P. humistratum** : réitération en phase sympodiale prostrée et enracinée ; **2, P. leprieurei** Pulle : réitérations sur la partie âgée couchée et enracinée de la tige principale, entraînant la possibilité de former des clônes ; **3, P. aduncum** : réitérations au niveau d'une courbure accidentelle ; **4, P. bredemeyeri** Jacq. : réitération unique modifiant peu le port de la plante ; **5, P. bicolor** Yun. : réitérations nombreuses tout le long de la tige, à l'origine du port plus ou moins sphérique de cette espèce ; **6, P. auritum** H. B. & K. : tiges basales nombreuses à l'origine du port cespiteux d'un individu cultivé en serre ; cas limite entre réitération, ramification séquentielle et croissance d'établissement.

appui sur les autres végétaux pour s'élever à plusieurs mètres de hauteur. Les premières branches latérales, de dimensions réduites, se défeuillent rapidement mais restent fixées à la tige monopodiale : ces tiges défeuillées se comportent comme des crochets et permettent à la plante de prendre appui sur les autres végétaux et de s'élever parmi eux. Ce port, qui évoque un port lianescent, ne présente pas les adaptations des espèces lianescentes dont la tige principale est fixée au support par les racines adventives (Pl. 5, *3*).

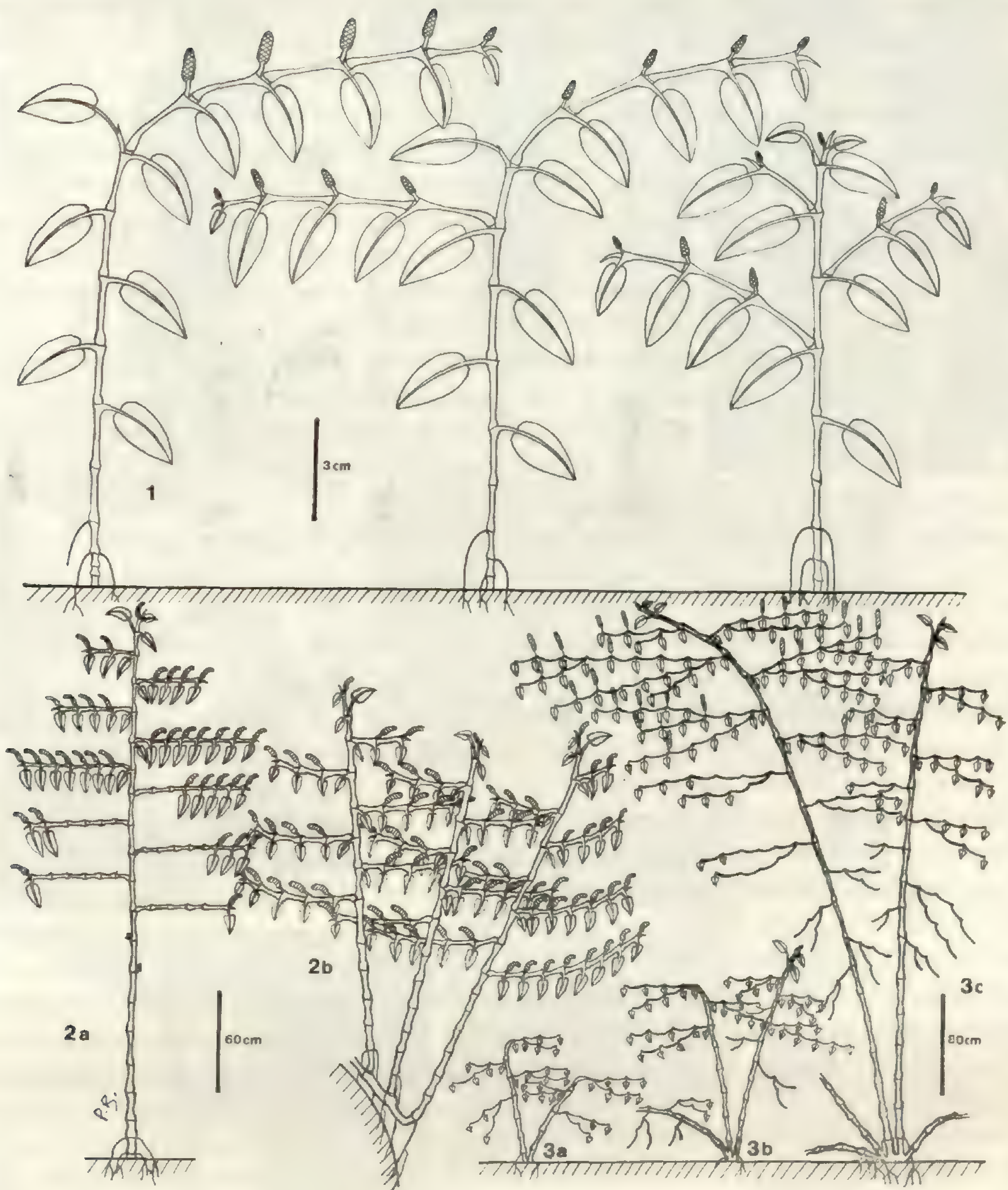
Un port étalé, plagiotrope, se retrouve chez les espèces dont la tige principale monopodiale interrompt sa croissance. C'est le port typique des espèces du sous-bois qui n'excèdent pas 2 à 3 m de hauteur (Pl. 1, *3*).

Le port prostré se rencontre chez de très petites espèces du sous-bois, comme *P. humistratum*, qui ne sont souvent pas ramifiées d'un point de vue physionomique. La proximité du sol entraîne souvent le développement de racines adventives à quelques nœuds, qui ancrent la plante, et ceci aussi bien sur la partie monopodiale que sur la partie sympodiale de la tige ; ce dernier cas ne se rencontre que pour ces petites espèces car les *Piper* ne présentent habituellement jamais de racines adventives sur les tiges latérales sympodiales. La tige unique se nécrose au fur et à mesure de son vieillissement si bien que sa partie monopodiale disparaît rapidement ; des réitérations peuvent apparaître (Pl. 4, *1*) et sont alors situées sur la partie sympodiale.

ESPÈCES LIANESCENTES

Les espèces lianescentes se distinguent des espèces arbustives par leur tige principale plaquée au moyen de racines adventives nodales à un support vertical. D'autres caractères communs aux espèces lianescentes concernent le mode de ramification. Les branches latérales apparaissent habituellement de façon tardive : alors que les espèces arbustives se ramifient souvent lorsque la tige principale n'a formé que quelques feuilles assimilatrices, les espèces lianescentes ne se ramifient qu'après que la tige principale ait formé de nombreuses feuilles assimilatrices ; les branches latérales n'apparaissent alors souvent qu'à plusieurs mètres au-dessus du sol et parfois même seulement dans la voûte des arbres. Par ailleurs, la ramification est rarement continue chez les lianes.

Lorsque la tige principale se détache du support à la suite d'un obstacle rencontré ou lorsque le sommet du support est atteint (Pl. 7, *2*), elle se transforme chez certaines espèces en flagelles comme cela se rencontre chez de nombreuses *Araceæ* lianescentes (Blanc, 1980) ; ces flagelles présentent des entre-nœuds allongés, un diamètre réduit et des feuilles à limbe plus ou moins réduit (Pl. 7, *2*) ; ce flagelle atteint le sol, au moins lorsque le point de détachement du support est situé à une faible distance du sol, et poursuit sa croissance en formant des feuilles assimilatrices de dimensions comparables ou inférieures à celles des feuilles des tiges plaquées. Cette tige poursuit ainsi sa croissance jusqu'à ce qu'elle rencontre un support où elle puisse s'accrocher par les racines adventives. Ces observations préliminaires permettent de mettre en évidence que les flagelles semblent n'apparaître qu'à l'extrémité des tiges monopodiales et que leur spécialisation, en particulier en ce qui concerne la réduction du limbe des feuilles assimilatrices, est moins poussée que celle rencontrée chez les *Araceæ*.



Pl. 5. — Variation de la dynamique de croissance pour une espèce donnée ; **1, Piper leprieurei** Pulle : *à gauche*, individu physionomiquement non ramifié provenant du sous-bois de Guyane ; arrêt de fonctionnement du méristème apical de la tige monopodiale au niveau de la courbure et passage à la phase sympodiale florifère ; *au centre*, comme précédemment, mais avec émission d'une tige latérale avant l'arrêt de fonctionnement du méristème apical de la tige monopodiale ; *à droite*, tige issue d'une réitération basale de l'individu représenté à gauche mis en culture au laboratoire sous une lumière assez forte (1500 lux) ; la tige principale présente une croissance monopodiale prolongée et la ramification est continue à l'aisselle de chaque feuille ; **2, Piper aduncum** L. ; 2 a, individu à tige monopodiale unique poussant sur terrain plat en milieu découvert à Sumatra ; 2 b, tiges monopodiales multiples issues de réitération chez un individu poussant sur une pente en milieu découvert à Sumatra ; **3, Piper unguiculatum** Ruiz & Pav. ; 3 a et b, individus jeunes cultivés en serre ; arrêt précoce du fonctionnement du méristème apical de chaque tige principale monopodiale ; 3 c, individu âgé cultivé en serre ; les tiges monopodiales ont une croissance de plus en plus prolongée au fur et à mesure de leur émission ; l'ensemble de la plante s'appuie sur les plantes environnantes.

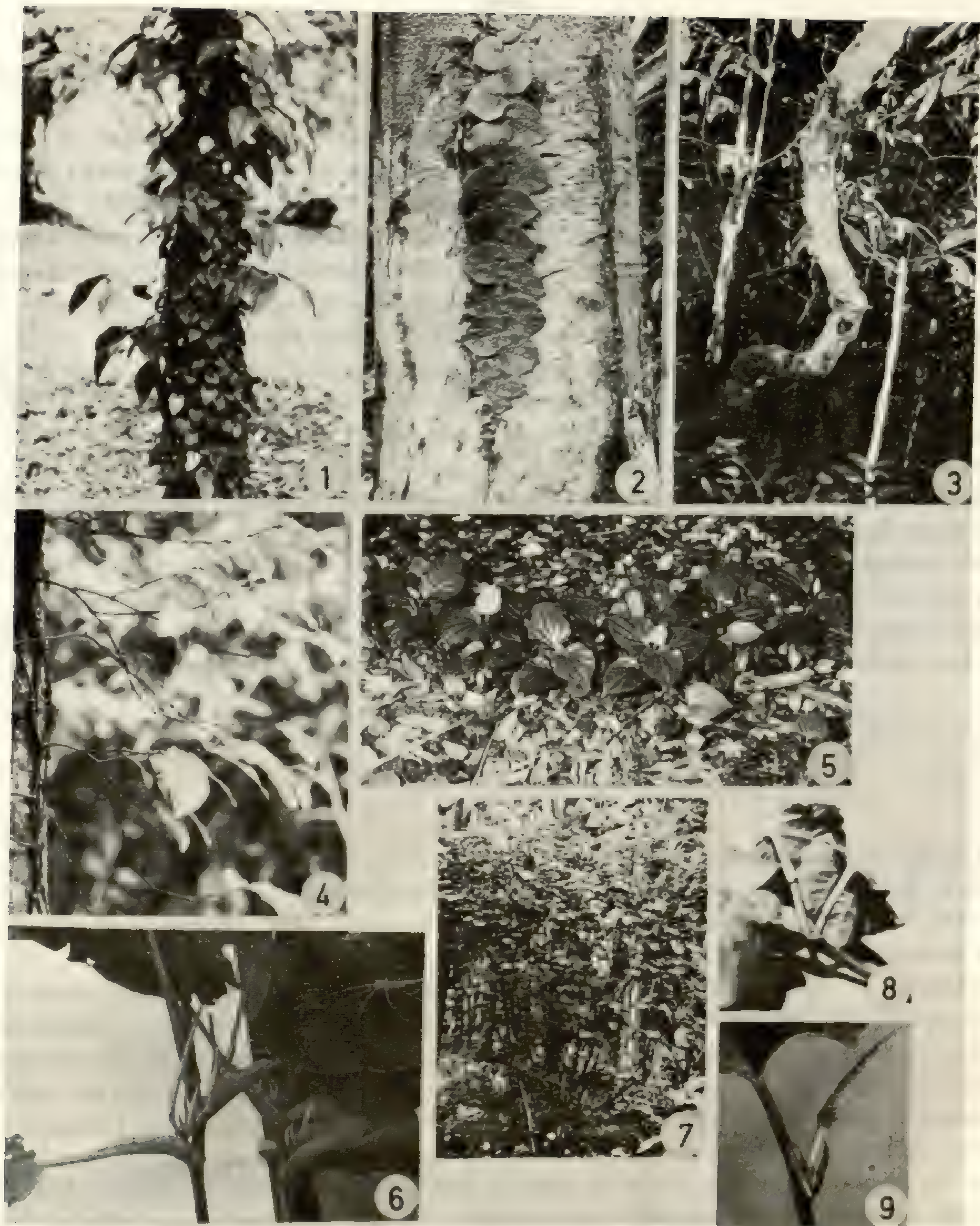
La tendance à former des tiges se développant au sol chez les espèces lianescentes se rencontre également à la base des tiges principales, à leur point d'attache au support, par l'émission de stolons issus des bourgeons axillaires des feuilles basales (Pl. 7, *1*). Ces stolons ont des feuilles assimilatrices développées et s'enracinent aux nœuds ; ils donnent un nouvel individu lorsqu'ils rencontrent un support vertical ; ce mode de multiplication végétative rencontré chez de nombreuses espèces d'Angiospermes lianescentes (Cremers, 1974), est parfois utilisé dans la multiplication du poivrier (Maistre, 1964). Cette émission des stolons basaux rappelle la formation de touffes de certaines espèces arbustives ; mais chez les espèces lianescentes, chaque tige principale issue d'un stolon basal occupe habituellement un support différent et souvent très éloigné du support de la tige-mère.

Signalons cependant que certaines espèces comme *P. betle* peuvent présenter plusieurs tiges monopodiales qui correspondent à des tiges latérales précoces ; l'apparition de ces tiges latérales monopodiales semble directement liée à un enracinement intense et une vaste surface d'accrochage disponible ; cette adaptation du comportement est à rattacher à un phénomène de réitération.

Les racines adventives apparaissent autour du nœud, de part et d'autre de l'insertion foliaire et donc uniquement du côté orienté vers le support. Ces racines sont peu nombreuses (souvent 2 à 5) et généralement courtes (0,5 à 2 cm) ; ce sont des racines fixatrices qui épousent étroitement les anfractuosités du support. On rencontre parfois, de façon espacée, une longue racine se développant dans la litière ; il semble que ce type de racine, à fonction nourricière, n'apparaisse que lorsque la tige est en contact direct avec le sol et non pas sur les tiges aériennes plaquées comme cela se rencontre chez de nombreuses *Araceæ*.

Les tiges monopodiales présentent, suivant les espèces, deux types de feuilles : des feuilles dont le pétiole et le limbe sont détachés du support ou des feuilles dont le pétiole et le limbe sont étroitement appliqués au support ; ce dernier type de feuilles, plaquées (Pl. 6, *2*), se rencontre aussi chez de nombreuses *Araceæ* et les jeunes tiges sont parfois très difficiles à attribuer à l'une ou l'autre famille. Certaines espèces à feuilles plaquées ont les limbes partiellement recouvrants et les racines adventives se développent alors dans l'obscurité, entre le limbe et le support. Il existe souvent un dimorphisme foliaire marqué entre les feuilles des tiges monopodiales et les feuilles des tiges latérales sympodiales : d'une façon générale, les feuilles des tiges monopodiales des espèces lianescentes sont symétriques alors que les feuilles des tiges sympodiales peuvent être symétriques ou nettement asymétriques. La taille varie, les feuilles monopodiales étant souvent plus petites que les feuilles sympodiales (Pl. 6, *1*). La texture devient souvent plus coriace pour les feuilles sympodiales. Les espèces à feuilles monopodiales plaquées modifient leur orientation et souvent leurs formes dans les tiges sympodiales. Certaines espèces présentent une coloration brune ou rouge avec macules argentées sur les feuilles monopodiales se développant dans le sous-bois, cette coloration s'atténuant lorsque la plante s'élève pour disparaître et laisser souvent place à des feuilles uniformément vertes sur les tiges sympodiales. Par contre, certaines espèces comme *P. nigrum* ou *P. betle* présentent très peu de variation morphologique entre tiges monopodiales et tiges sympodiales.

Les branches latérales sympodiales semblent toujours ramifiées et nous n'avons pas rencontré chez les lianes de branche latérale non ramifiée comme chez *P. auritum*. Les branches latérales présentent souvent deux ou trois ordres de ramification (Pl. 6, *4*). Ces tiges sont édifiées de façon tout à fait comparable à celle des tiges latérales des espèces arbustives,



Pl. 6. — Aspects d'espèces lianescentes ou traçantes de **Piper** et d'espèces de genres affines : **1**, **Piper sp.** au Jardin Botanique de Bogor (Indonésie) : les feuilles des tiges monopodiales plaquées au support sont de taille réduite par rapport aux feuilles des tiges latérales sympodiales détachées du support ; **2**, **Piper sp.** de Sumatra : phase juvénile à feuilles appliquées au support dans le sous-bois ; **3**, **P. rindu** C. DC. au Jardin Botanique de Tjibodas (Indonésie) : la tige principale est épaissie secondairement et atteint 20 cm de diamètre ; **4**, **Piper sp.** au Jardin Botanique de Bogor : tige principale plaquée s'épaississant et tiges latérales se défeuillant et devenant caduques sans avoir accru leur diamètre ; **5**, **P. lolot** C. DC. au Jardin Botanique de Singapour : tiges dressées alignées issues des méristèmes axillaires de la tige monopodiale traçante ; **6**, **Lepianthes peltatum** cultivé au Laboratoire : tige monopodiale non ramifiée, à floraison axillaire ; spadices groupés en cymes bipares évoquant une ombelle ; **7** à **9**, **Macropiper excelsum** cultivé à l'extérieur dans la propriété de Monsieur Marnier-Lapostolle à St-Jean Cap Ferrat ; **7**, port général de cet arbuste très ramifié ; **8**, extrémité d'un rameau végétatif dont le méristème terminal et le méristème axillaire ont un développement synchrone ; **9**, extrémité d'un rameau florifère ; l'inflorescence est axillaire, portée par un axe réduit.

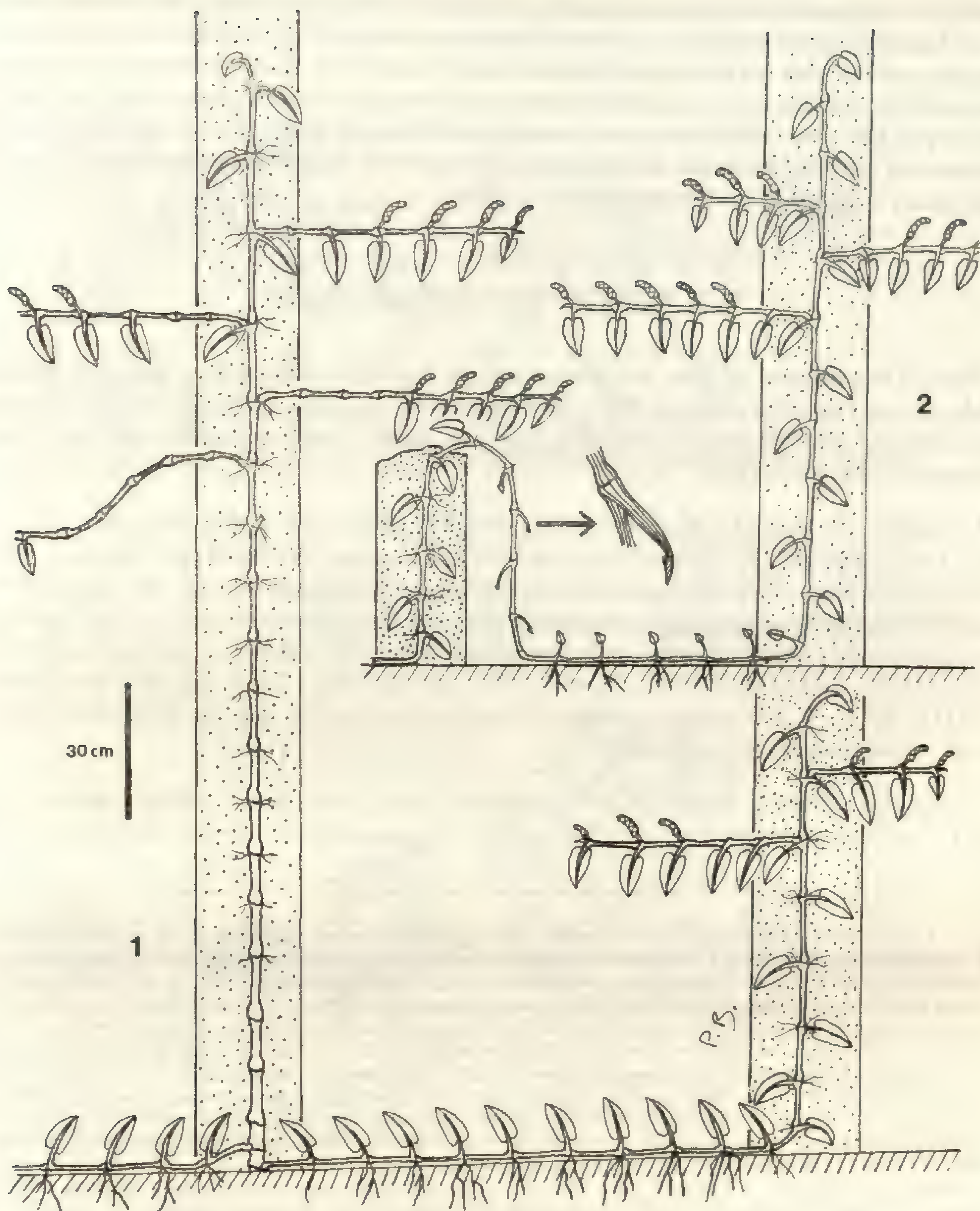
c'est-à-dire qu'elles ont pour origine le bourgeon axillaire de la cataphylle d'un article monophylle.

La plupart des espèces lianescentes atteignent des hauteurs importantes et émettent des branches latérales dans la voûte des arbres. La tige principale monopodiale, primitivement plaquée au support, s'épaissit ensuite par activité cambiale, se détache du support et peut atteindre 10 à 20 cm de diamètre pour certaines espèces (Pl. 6, *3*). Il semble que chez les lianes le diamètre initial de la tige monopodiale soit toujours faible (quelques millimètres), contrairement à ce qu'on observe chez certains arbustes en touffes. Cette tige plaquée au support augmente légèrement de diamètre et ses feuilles grandissent quand la plante commence à s'élever sur quelques mètres (Pl. 6, *2*) ; cette augmentation de taille des feuilles et du diamètre de la tige rappelle la croissance d'établissement telle qu'elle est décrite par Tomlinson (1979) chez des Monocotylédones. Chez les *Piper* lianescents, ce n'est qu'ultérieurement, lorsque la tige principale s'élève, que l'activité cambiale se manifeste et entraîne un épaississement de la tige en même temps que son détachement du support, la plante restant fixée dans ses parties jeunes et se maintenant dans la voûte des arbres grâce aux branches latérales qui reposent sur les branches des arbres-supports. Des études anatomiques doivent permettre de mettre en évidence la séquence des événements responsables de l'épaississement de la tige principale. Les branches latérales s'épaississent habituellement peu et leur durée de vie est limitée, les vieilles tiges se défeuillant progressivement (Pl. 6, *4*).

ESPÈCES TRAÇANTES

Ce mode de croissance n'a été rencontré que chez une espèce vietnamienne, *P. lolot*, naturalisée au Jardin Botanique de Singapour. Cette espèce, utilisée comme condiment, semble très proche d'une espèce malaise, *P. sarmentosum* C. DC., d'après nos observations sur les échantillons d'herbier déposés au MNHN.

P. lolot présente deux types de tiges : des tiges traçantes plagiotropes et monopodiales se développant à la surface du sol et ancrées dans le sol par des racines adventives nodales, et des tiges dressées orthotropes issues du bourgeon axillaire de chaque feuille assimilatrice de la tige traçante (Pl. 8, *3*). La tige traçante est comparable aux stolons des espèces lianescentes mais la plagiotropie est nettement plus marquée car l'extrémité de la tige n'est pas redressée ; notons cependant qu'en conditions de culture défectueuses entraînant une faible vigueur de la plante, la tige traçante peut se redresser et évoluer en tige orthotrope. La ramification est continue le long de la tige traçante (Pl. 6, *5*) et le bourgeon axillaire de chaque feuille évolue donc en tige dressée ; ce bourgeon passe par une brève phase de latence et entre en activité lorsque le méristème apical de la tige traçante a formé quelques feuilles plus jeunes, c'est-à-dire que la plus jeune tige dressée apparaît à 10 ou 20 cm de l'extrémité de la tige traçante. Ces tiges dressées apparaissant successivement, et la croissance de la tige traçante étant continue, elles sont de plus en plus jeunes, au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité de la tige traçante. Au niveau du premier ou deuxième nœud de la tige dressée, quelques racines adventives apparaissent et permettent la nutrition de la tige dressée qui se comporte alors en tous points comme un individu isolé issu de graine d'une espèce arbustive. Les premières tiges latérales sympodiales apparaissent après quelques



Pl. 7. — Multiplication végétative chez des espèces lianescentes de **Piper** : **1, P. clusii** C. DC. : stolons apparaissant à la base d'une tige monopodiale fixée au support ; croissance des stolons à la surface du sol jusqu'à ce qu'il rencontrent un support vertical où ils se fixent par les racines adventives et donnent une nouvelle plante ; **2, P.** cf. **magnibaccum** C. DC. des forêts de Sumatra : transformation d'une tige feuillée en flagelle lorsque le sommet d'un support est atteint ; les feuilles ont un limbe réduit ; ce flagelle retombe vers le sol et se développe comme un stolon.

nœuds et la croissance de la tige principale dressée s'interrompt lorsqu'elle atteint environ 1 m de hauteur. Cette espèce se présente alors sous forme d'une population très dense et homogène qui envahit les taches de lumière dans le sous-bois. Il est étonnant de constater qu'un mode de développement aussi efficace dans l'occupation de l'espace tant par la rapidité que par l'étendue, soit rare sinon exceptionnel dans le genre *Piper*. Cette dynamique de croissance rappelle les tapis de tiges dressées issues de flagelles rampant sur le sol chez *Philodendron guttiferum* en Guyane (Blanc, 1980).

LES GENRES PROCHES DE *PIPER*

Nous n'évoquerons ici que les genres qui se distinguent de *Piper* par une floraison latérale. Il s'agit de trois petits genres : *Sarcorhachis* (4 sp.), *Lepianthes* (2 sp.) et *Macropiper* (9 sp.). Nous ne retiendrons pas *Trianaeopiper* Trel. qui est trop mal connu et dont le statut générique semble incertain.

Les espèces de *Sarcorhachis*, américaines, sont soit des arbustes, soit des lianes. *S. incurva* (Sieb.) Trel., originaire de Guadeloupe, est une liane qui se fixe au support par des racines adventives. La tige principale monopodiale est plaquée au support et émet des tiges latérales à l'aisselle des feuilles et ces tiges présentent souvent une croissance limitée par production d'une inflorescence terminale sans qu'apparaisse de relais de croissance, comme nous l'avons observé sur les échantillons de *S. incurva* et *S. obtusa* (Miq.) Trel. déposés dans l'herbier du MNHN (Pl. 8, *4*). Ces espèces possèdent donc sur une même tige des inflorescences axillaires et une inflorescence terminale.

Lepianthes peltatum Rafin. et *L. umbellatum* Rafin. sont deux arbustes dressés atteignant 1,50 à 2 m de hauteur. Leur distribution est pantropicale. Chez *L. peltatum*, les tiges

---

Pl. 8. — Aspects de la dynamique de croissance chez quelques espèces de **Piper** et de genres proches : **1**, **P. humistratum** Kramer & Görts, espèce prostrée du sous-bois guyanais : la tige passe d'une phase monopodiale végétative à une phase sympodiale florifère ; **2**, **P. carrilloanum** C. DC., la tige principale passe d'une phase monopodiale végétative à une phase sympodiale florifère ; l'émission de tiges latérales est continue mais le passage de la croissance monopodiale à la croissance sympodiale se décèle par l'apparition de deux tiges latérales successives superposées et par le fait que les tiges latérales sont axillées par la feuille assimilatrice en phase monopodiale alors qu'elles sont opposées à cette même feuille en phase sympodiale ; **3**, **P. lolot** C. DC., tige monopodiale plagiotrope traçante enracinée, émettant des tiges dressées de façon continue ; chaque tige dressée se comporte comme un individu d'une petite espèce arbustive avec une tige principale monopodiale orthotrope à croissance limitée et des tiges latérales plagiotropes et sympodiales ; **4**, **Sarcorhachis obtusa** (Miq.) Trel. : schéma fait d'après l'observation d'échantillons déposés à l'herbier du MNHN et particulièrement l'échantillon *Glaziou 1690* provenant du Brésil ; la tige principale monopodiale et lianescente est fixée au support ; les tiges latérales, également à croissance monopodiale mais détachées du support, ont une croissance limitée et émettent une ou deux inflorescences axillaires avant de former une inflorescence terminale ; **5**, **Lepianthes peltatum** Rafin. à Java : la tige monopodiale unique présente une floraison axillaire continue par l'émission de spadices réunis en cymes bipares ; la tige se couche progressivement et le bourgeon axillaire situé à la base du pédoncule inflorescentiel commun se développe pour donner une nouvelle tige rapidement autonome par développement de racines adventives ; **6**, **Macropiper excelsum** (Forst. f.) Miq. : le bourgeon axillaire de chaque feuille assimilatrice se développe soit en tige feuillée, soit en inflorescence ; la tige principale ne s'individualise que tardivement.

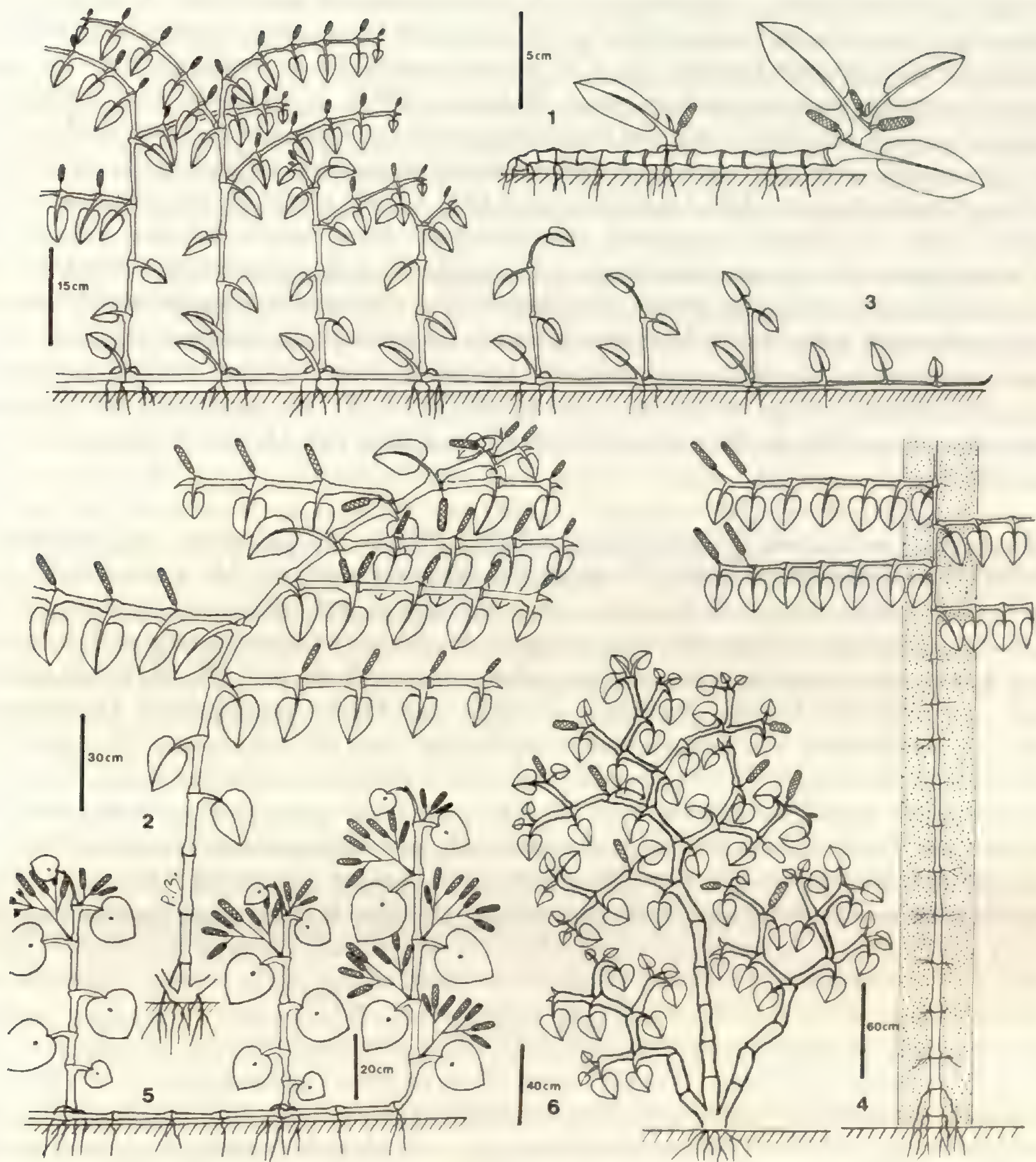


PLANCHE 8

se défeuillent progressivement et se couchent sur le sol ; elles s'enracinent alors au niveau des nœuds et les bourgeons axillaires en repos entrent en activité pour donner de nouvelles tiges dressées en tous points comparables à la tige-mère. Il n'existe donc qu'un type de tige, orthotrope et monopodiale, équivalente de la tige principale des *Piper*. L'apparition de nouvelles tiges au niveau du sol entraîne la formation de buissons qui correspondent donc à des clônes. La floraison est latérale (Pl. 6, *6*) et chaque aisselle de feuille produit un groupe de spadices arrangés en cyme multipare (cf. Nozeran, 1955). L'ensemble des spadices n'est pas organisé comme une tige latérale de *Piper* puisque chaque élément de cyme de *Lepianthes* produit deux préfeuilles alternes et une inflorescence terminale ; à l'aisselle de chacune des préfeuilles, le méristème produit à nouveau un article à deux préfeuilles et une inflorescence terminale. Ainsi, si l'article comprend effectivement deux pièces foliaires comme chez *Piper*, le méristème de la première pièce se développe de façon immédiate chez *Lepianthes* alors qu'il donne un bourgeon latent chez *Piper*. Il n'y a que le premier article de cyme chez *Lepianthes* qui présente un bourgeon latent à l'aisselle de la première préfeuille : c'est l'unique bourgeon végétatif de cet ensemble latéral florifère et c'est ce bourgeon qui se développera lorsque la tige se couchera sur le sol (Pl. 8, *5*). L'architecture de *Lepianthes* se rapproche du modèle de Tomlinson tel qu'il est décrit par Hallé, Oldeman & Tomlinson (1978).

Macropiper comprend, d'après Smith (1975), 9 espèces réparties en Polynésie, en Mélanésie et en Nouvelle-Zélande. Ce sont des arbustes dressés. *M. excelsum* (Pl. 6, *7*) atteint trois à quatre mètres de hauteur ; c'est une espèce qui forme une touffe dense, très ramifiée. Le méristème axillaire de chaque tige se développe habituellement de façon immédiate et donne soit un axe feuillé soit une inflorescence (Pl. 6, *8*, *9* ; 8, *6*). L'inflorescence présente une préfeuille basale, et parfois, en plus, une feuille assimilatrice de dimensions réduites. La tige latérale a la même vigueur que la tige dont elle est issue si bien que toutes les tiges sont équivalentes et orthotropes ; cela est à l'origine de l'aspect divariqué de la plante ; ce n'est qu'ultérieurement que la tige principale monopodiale s'individualise : d'une part par l'activité cambiale et, d'autre part, par redressement progressif de cette tige, au fur et à mesure qu'elle s'épaissit ; l'aspect divariqué n'apparaît alors que dans les parties les plus jeunes de la tige mais persiste sur les tiges latérales qui sont caduques.

DISCUSSION

Les caractères de la dynamique de croissance des *Piper* sont très homogènes à l'intérieur du genre. Le port de la plante et son écologie sont alors essentiellement liés à la durée de la croissance monopodiale de la tige principale : plus cette durée sera longue, plus l'arbre sera haut, les tiges latérales ayant alors généralement une durée de vie limitée et disparaissant par élagage naturel. Par contre, plus la croissance monopodiale de la tige principale est télescopée et plus les tiges latérales, habituellement peu nombreuses, ont une durée de vie prolongée ; tout le développement ultérieur de la plante ne se fait alors plus que par ces tiges latérales qui persistent pendant toute la vie de la plante. Chez les espèces arbustives, on observe donc un gradient continu dans la réduction de la durée de la phase monopodiale

sans qu'il soit possible de distinguer des groupes d'espèces présentant un mode de croissance particulier. Une même espèce, comme *P. unguiculatum*, peut d'ailleurs présenter une croissance monopodiale réduite pour les tiges d'une plante jeune alors que les tiges suivantes, issues du collet, présenteront une croissance monopodiale d'autant plus prolongée que la vigueur de la plante augmente ; il s'agit là d'un type particulier de croissance d'établissement. Il est cependant clair que la croissance monopodiale indéfinie de la tige principale est particulièrement adaptée aux espèces pionnières de châblis (*P. aduncum*, devenu pantropical, *P. auritum*...) et aux grandes espèces de forêt, alors que la croissance limitée de la tige principale, corrélative d'un important étalement horizontal de la plante, est particulièrement favorable aux petites espèces du sous-bois qui ne reçoivent qu'une faible lumière.

La dynamique de croissance fondamentale étant très homogène dans le genre *Piper* [1], les seuls grands groupes d'espèces représentant des unités physionomiques sont les lianes et les arbustes dressés auxquels nous avons ajouté les rares espèces traçantes. Les lianes se distinguent des arbustes essentiellement par les jeunes tiges monopodiales toujours souples et incapables de se tenir dressées et par les racines adventives nodales qui fixent ces jeunes tiges à un support vertical. La croissance monopodiale des tiges principales semble toujours indéfinie chez les lianes, contrairement à ce qu'on observe chez les arbustes dressés. Les flagelles, retombants, n'apparaissent que chez les lianes et sont précisément liés à la souplesse des jeunes tiges monopodiales. Les branches latérales, plagiotropes, sympodiales et florifères, sont, par contre, tout à fait comparables chez les espèces dressées et chez les lianes. Certaines espèces, comme *P. unguiculatum*, sont des arbustes dressés mais le fait que les tiges monopodiales prennent appui sur les plantes buissonnantes et atteignent des hauteurs importantes avant de s'épaissir évoque un comportement lianescent bien qu'il n'y ait pas de fixation à un support.

En ce qui concerne la multiplication végétative, les arbustes ne présentent pas de spécialisation, sauf parfois par émission de drageons comme chez *P. auritum* ; les arbustes forment des individus isolés ou des touffes cespiteuses mais qui se dispersent par voie sexuée.

Par contre, les lianes présentent deux modes de multiplication végétative, qui peuvent exister simultanément chez une même espèce : les flagelles et les stolons ; ces deux types d'axes, terminaux pour les flagelles et axillaires pour les stolons, n'apparaissent que sur les tiges monopodiales et sont, eux-mêmes, monopodiaux. Les tiges traçantes de *P. lolot* sont morphologiquement comparables aux stolons des espèces lianescentes mais émettent des tiges latérales dressées. Il semble que les tiges sympodiales de *Piper* ne présentent aucune possibilité de multiplication végétative. Cela se retrouve dans le bouturage et il est très difficile de bouturer des tiges sympodiales plagiotropes alors que les tiges monopodiales orthotropes se bouturent aisément ; les espèces lianescentes, émettant spontanément des racines adventives, se bouturent mieux que les espèces arbustives.

Les phénomènes de réitération sont fréquents chez les *Piper* et nous ne partageons alors pas l'opinion de Torquebiau (1981). Les réitérations affectent les tiges monopodiales,

1. Signalons cependant que Hallé & Oldeman (1970) décrivent l'architecture d'un *Piper* indéterminé de Guyane qui diffère de toutes les espèces que nous avons observées par l'édification d'une tige principale sympodiale ; des observations ultérieures seront nécessaires pour confirmer cette architecture, exceptionnelle pour un *Piper*.

entraînant l'apparition de nouvelles tiges monopodiales issues de bourgeons latents (Pl. 4). Ces réitérations sont souvent directement responsables du port de la plante et leur localisation, ainsi que leur fréquence, caractérisent souvent une espèce, tout en dépendant étroitement des conditions mésologiques. Sur les branches latérales, suivant les espèces, les bourgeons latents restent en repos ou se développent pour donner de nouvelles tiges ; ces bourgeons, bien qu'ils soient passés par une phase de repos prolongée, ne présentent pas, lors de leur levée d'inhibition, les caractères qui marquent habituellement les tiges proleptiques issues de bourgeons latents (premiers entre-nœuds réduits et premières pièces foliaires réduites) ; les ébauches foliaires qui étaient arrêtées dans leur développement à l'intérieur du bourgeon reprennent alors leur croissance pour atteindre des dimensions normales dès la première feuille assimilatrice de cette nouvelle tige ; cette tige, présentant d'emblée les caractères de morphologie et de dynamique de croissance définitifs, évoque une ramification sylleptique ou immédiate. On observe donc, sur les branches latérales, des caractères de prolepsis et de syllepsis qui affectent un même bourgeon alors que ces caractères s'opposent habituellement (cf. Hallé & al., 1978). Les phénomènes de ramification sont donc très poussés et élaborés chez les *Piper* puisque le méristème axillaire de chaque feuille assimilatrice se développe de façon immédiate pour donner une nouvelle tige ou un nouvel article, ce méristème étant remplacé par un bourgeon latent qui se développera éventuellement.

S'il semble difficile de séparer des groupes architecturaux ayant valeur d'unités systématiques chez les *Piper*, il est cependant certain que des informations sur la dynamique de croissance apportent des éléments précieux dans la détermination des espèces dans ce genre où la systématique est si confuse ; ces informations concernent essentiellement :

— le port de la plante (liane, arbuste ou espèce traçante) ;
— la forme générale de la plante ;
— la durée de la phase monopodiale (hauteur atteinte et nombre de feuilles formées par la tige principale orthotrope) ;
— la ramification continue ou diffuse le long de la tige principale ;
— l'ordre et les modalités de ramification des branches plagiotropes ;
— la tendance à former une tige principale unique ou une touffe cespiteuse ;
— la tige monopodiale à feuilles plaquées au support ou détachées pour les lianes ;
— la hauteur des premières ramifications pour les lianes ;
— la capacité de réitération.

De nombreuses observations sont encore nécessaires pour émettre une opinion quant à la signification purement adaptative et écologique ou également phylogénique de certains traits architecturaux.

L'ordre des *Piperales* comprend, en dehors des *Piperaceæ*, les *Saururaceæ* et les *Chloranthaceæ* dont les espèces sont dressées, herbacées ou ligneuses. Les *Saururaceæ* (5 genres et 7 espèces) sont essentiellement inféodées aux milieux marécageux ; *Saururus cernuus* et *Houttuynia cordata* sont des herbes dont les tiges sont dressées ; la tige principale, orthotrope, se ramifie de façon continue en donnant des tiges également orthotropes. La florai-

son intervient indifféremment sur la tige principale ou les tiges latérales et les inflorescences sont terminales, opposées aux feuilles assimilatrices comme chez *Piper* ; un relais de croissance, sylleptique, apparaît à l'aisselle de la dernière feuille, située juste avant l'inflorescence, comme chez *Piper*. La différence avec *Piper* vient du fait que *Saururus* et *Houttuynia* ne présentent pas de différence entre les tiges ; ces deux genres rejoignent alors, par leur mode de croissance, des *Peperomia* du type *P. scandens* où toutes les tiges sont équivalentes et sympodiales. *Saururus* et *Houttuynia* présentent une active multiplication végétative par émission de stolons souterrains ramifiés qui évoquent davantage les stolons d'*Araceæ* aquatiques comme *Cryptocoryne* que les stolons des *Piper* lianescents. *Saururus* et *Houttuynia* présentent donc des caractères de plantes aquatiques (système de stolons important et chargé de réserves), des caractères d'*Araceæ*, de *Peperomia* et de *Piper*, tant par la dynamique de croissance que par la morphologie générale. Le genre *Chloranthus* compte 15 espèces ; *Chloranthus officinalis* Bl., comme les autres *Chloranthaceæ*, possède des feuilles opposées, ce caractère n'existant jamais chez les *Piperaceæ*. L'inflorescence, qui est une panicule de spadices, est terminale à l'extrémité de la tige principale comme des tiges latérales qui sont toutes équivalentes ; cette dynamique de croissance rejoint donc les *Saururaceæ* et certains *Peperomia* plus que *Piper*. Les *Piperales* sont donc caractérisées par une sympodisation poussée, les inflorescences étant, à quelques exceptions près (*Lepianthes*, *Macropiper*, quelques *Peperomia*) toujours terminales ou à la fois terminales et axillaires. *Piper* semble être le seul genre de l'ordre des *Piperales* à présenter une différenciation nette entre tiges monopodiales orthotropes végétatives et tiges sympodiales plagiotropes florifères.

Cette sympodisation, qui caractérise l'ensemble des *Piperales*, laisse supposer qu'elle est un fait acquis très précocement dans l'ordre. Chez les *Piper*, la dynamique de croissance des espèces de sous-bois comme *P. humistratum*, qui possèdent une tige unique et sympodiale, prostrée et enracinée à la surface du sol par des racines adventives, pourrait alors correspondre à la dynamique de croissance originelle dans le genre. Chez les espèces dressées, cette croissance sympodiale ne se retrouve plus que sur les tiges latérales qui assurent la fonction photosynthétique et sexuelle ; la tige principale monopodiale et à croissance continue représenterait alors une acquisition permettant à la plante d'élever ses niveaux plagiotropes de plus en plus haut. Ce monopode est instable puisque sa croissance peut s'interrompre par une floraison apicale ou une parenchymatisation qui détermine alors la hauteur définitive de la plante. C'est cette tige monopodiale qui se spécialise chez les lianes dans le sens d'une souplesse marquée et de la formation de racines adventives nodales. Les rares espèces traçantes, comme *P. lolot*, présentent encore une autre spécialisation de la tige monopodiale qui évoque un stolon d'espèce lianescente sur lequel sont insérés de petits arbustes. Les tiges latérales, qui correspondraient donc à la forme ancestrale, sont toujours comparables à l'intérieur du genre (plagiotropes par apposition d'articles monophylles), les seules variations affectant l'ordre de ramification atteint. D'autres arguments viennent en faveur de l'origine herbacée des *Piper* : il est souvent admis que les plantes pionnières présentent des caractères évolués (cf. Hallé & al., 1978) ; or, les espèces pionnières de *Piper* présentent une croissance monopodiale indéfinie de la tige principale. Par ailleurs, l'anatomie des *Piper* étudiée par Rousseau (1927) et Balfour (1957, 1958) semble montrer que le bois est difficile à rattacher aux autres Dicotylédones arborescentes : l'épaississement du tronc se fait, en effet, à partir du cercle externe de faisceaux vasculaires mais le cambium reste généralement intrafasciculaire sans former une assise continue ; des observations prélimi-

naires nous montrent que, chez *Sarcorhachis incurva*, c'est un cercle interne de faisceaux qui s'accroît et non plus le cercle externe ; il semble donc que plusieurs tendances apparaissent chez les *Piperaceæ* pour aboutir à un épaississement de la tige. Burger (1972), en utilisant d'autres critères relatifs à la contraction des fleurs, à la déhiscence des étamines et à la protection des extrémités de tiges par les cataphylles, est également amené à conclure que les petites espèces de *Piper* du sous-bois sont les plus primitives.

Les caractères de dynamique de croissance ne sont, habituellement, pas pris en considération par les auteurs qui rapprochent les *Piperaceæ* des Monocotylédones et plus particulièrement des *Araceæ* (de Candolle, 1866 ; Hill, 1906 ; Emberger, 1960 ; Majumdar & Pal, 1961 ; Mangenot, 1973 ; Burger, 1977...). Si la dynamique de croissance dans le genre *Piper* semble très homogène, les *Araceæ* présentent par contre, de grandes variations architecturales suivant les espèces (cf. Blanc, 1978). La différence essentielle tient au fait que la majorité des espèces des *Araceæ* ne sont pas ramifiées d'un point de vue physionomique, leurs tiges étant orthotropes et sympodiales. Cependant, quelques *Araceæ* présentent des tiges latérales plagiotropes (genres *Pothos* et *Heteropsis*) issues d'une tige principale orthotrope comme chez les *Piper* ; mais ces *Araceæ* sont les seules de la famille à présenter une floraison latérale sur ces branches plagiotropes qui sont alors monopodiales et donc édifiées de façon tout à fait différente des branches latérales des *Piper*. Seul *Sarcorhachis*, qui présente à la fois des inflorescences axillaires et terminales sur les branches latérales, rappelle certains *Pothos* (comme *Pothos loureirii* Hook. & Arn.). Par ailleurs, l'article monophylle, qui existe chez les *Piper* et chez les *Araceæ* est, en fait, fondamentalement différent puisque les méristèmes axillaires sont mis en place par un fonctionnement du méristème apical très différent dans les deux cas (cf. Blanc & Andraos, 1982). La présence de flagelles chez des *Piper* lianescents, comparables à ceux rencontrés chez de nombreuses *Araceæ* semble davantage refléter une adaptation au port lianescent en forêt humide qu'une relation phylogénique, car les flagelles, bien qu'apparemment rares, existent dans d'autres familles comme les *Pandanaceæ* (chez *Freycinetia*, cf. Blanc, 1980). Les formes juvéniles à feuilles plaquées au support vertical sont tout à fait comparables chez les *Piper* et chez les *Araceæ* qui présentent ce mode de croissance. Les *Piper*, par leur ségrégation nette entre tronc orthotrope monopodial et branches plagiotropes sympodiales, par le modèle architectural de Petit qui les caractérise (modèle absent des Monocotylédones, cf. Castro dos Santos, 1981), par leur forte tendance à la réitération adaptative, présentent des caractères typiquement dicotylédoniens, mais nous avons vu que ces caractères pouvaient être interprétés comme récemment acquis. Les caractères monocotylédoniens sont cependant nombreux : système vasculaire composé de plusieurs cercles concentriques de faisceaux médullaires, préfeuille unique, appareil floral ressemblant à celui des *Araceæ*, pollen uniaperturé... Il est vraisemblable que des recherches en anatomie, aussi bien chez les espèces arbustives que lianescentes, dans les stades jeunes et âgés, apporteront des indications précieuses sur les relations phylogéniques des *Piperales*.

BIBLIOGRAPHIE

BALFOUR, E., 1957. — The development of the vascular systems of Macropiper excelsum Forst. I. The embryo and seedling. *Phytomorphology* 7 : 354-364.

BALFOUR, E., 1958. — The development of the vascular systems of Macropiper excelsum Forst. II. The mature stem. *Phytomorphology* 8 : 224-233.

BLANC, P., 1978. — *Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales.* Thèse de 3e Cycle, Université Paris VI, 83 p. (multigraph.).

BLANC, P., 1980. — Observations sur les flagelles des Araceæ. *Adansonia*, ser. 2, 20 (3) : 325-338.

BLANC, P. & ANDRAOS, K., 1982. — Étude microscopique des phénomènes de ramification chez Piper unguiculatum Ruiz & Pav. (Piperaceæ). *Rev. gén. Bot.* 89 : 193-211.

BURGER, W. C., 1972. — Evolutionary trends in the Central American Species of Piper (Piperaceæ). *Brittonia* 24 : 356-362.

BURGER, W. C., 1977. — The Piperales and the Monocots. Alternate hypotheses for the origin of Monocotyledonous flowers. *The Botanical Review* 43 : 345-393.

CANDOLLE, C. de, 1866. — Mémoire sur la famille des Pipéracées. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève* 18 (2) : 1-32.

CASTRO DOS SANTOS, A., 1981. — *L'appareil végétatif des Monocotylédones. Un essai de synthèse.* Thèse 3e Cycle, Montpellier, 249 p. (polycopiée).

CREMERS, G., 1974. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2. *Candollea* 29 : 57-110.

EMBERGER, L., 1960. — *Les Végétaux vasculaires.* Tome II, *in* CHADEFAUD, M. & EMBERGER, L. *Traité de Botanique systématique.* Masson édit., Paris.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Masson édit., Paris, 178 p.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and forests. An architectural analysis.* Springer édit., 441 p.

HILL, A. W., 1906. — The morphology and seedling structure of the geophilous species of Peperomia, together with some views on the origin of Monocotyledons. *Ann. Bot.* 20 : 395-425.

MADISON, M., 1977. — Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2 : 1-13.

MAISTRE, J., 1964. — Les Plantes à épices. *Techniques agricoles et productions tropicales* 3 : 125-273.

MAJUMDAR, G. P. & PAL, P., 1961. — Developmental studies : VI. The morphology of the so-called stipule of Piper (Piperaceæ) from a comparative ontogenetical study of this structure in Piper betle, P. longum, P. nigrum, P. ornatum and two other species of Piper and the morphology of the leaf-sheath of Scindapsus officinalis (Araceæ). *Proc. Natnl. Inst. Sc. India*, Pt. B, Biol. Sc., 27 : 26-39.

MANGENOT, G., 1973. — Données élémentaires sur l'angiospermie. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, 6 (1), 233 p.

NOZERAN, R., 1955. — Contribution à l'étude de quelques structures florales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. 11, 16 : 1-224.

PLUSZCEWSKI, E., 1885. — *Étude de la famille des Pipéracées au point de vue de la morphologie et de l'anatomie comparée.* Thèse de Pharmacie, École Supérieure de Pharmacie de Paris, 77 p. (multigraph.).

RIDLEY, H. N., 1924. — *Piperaceæ*, in *The Flora of the Malay peninsula*. Vol. III, 25-51, London.

ROUSSEAU, D., 1927. — Contribution à l'anatomie comparée des Pipéracées. *Mém. Acad. Roy. Sc. Belgique*, Cl. Sc. 8e, 2 (9) : 1-45.

SMITH, A. C., 1975. — The genus Macropiper (Piperaceæ). *Bot. J. Linn. Soc.* 71 : 1-38.

TOMLINSON, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126 (3) : 227-232.

TORQUEBIAU, E., 1981. — *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique.* Thèse de 3e Cycle, Montpellier, 185 p. (multigraph.).

WILLIS, J. C., 1973. — *A dictionary of the flowering plants and ferns.* 8e édition, révisée par AIRY-SHAW, H. K., Cambridge University Press.

Remerciements : Les auteurs remercient D. BOLEÏS pour l'aide apportée à la réalisation finale des illustrations.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, no 3 : 283-287.

Une nouvelle espèce d'*Elæocarpus (Elæocarpaceæ)* de Nouvelle-Calédonie

C. Tirel

Résumé : Description de *E. gordonii* Tirel et place de cette espèce dans la clé des groupes établie pour le genre *Elæocarpus* en Nouvelle-Calédonie.

Summary : Description of *E. gordonii* Tirel ; this new species is placed in the key of the groups accepted within the genus *Elæocarpus* in New Caledonia.

Christiane Tirel, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

En 1982, Gordon McPherson, botaniste américain envoyé en Nouvelle-Calédonie par le Missouri Botanical Garden, nous a fait parvenir plusieurs spécimens d'*Elæocarpaceæ* dont une part florifère qui, à première vue, semblait appartenir à l'espèce *Elæocarpus biflorus* Tirel. Au cours d'une autre tournée, ce prospecteur chevronné, a pu trouver un autre pied et préparer de nouveaux échantillons portant non seulement des fleurs mais aussi des fruits ; or ces derniers apparaissent bien différents des petites drupes ellipsoïdes de *E. biflorus*. Il s'agit d'une espèce nouvelle dont nous donnons ci-dessous la description et que nous dédions au collecteur.

Elæocarpus gordonii Tirel, *sp. nov.*

Arbuscula 3-4 m alta, gemmis resinosis. Folia coriacea et rigida, 4-8 × 1,5-3 cm, elliptica vel leviter obovata, apice obtusa, basi acuta, marginibus tenuiter crenulatis, pagina superiore glabrescenti, pagina inferiore sericea ; nervi secondarii 10-14 jugi conferti ; petiolus 0,6-1,8 cm longus, glabrescens.

Racemi 4-8 flores pendulos ferentes, in foliorum axillis apice ramorum confertorum erecti, 4-7 cm longi, pedicellis 0,6-0,8 cm, crassis, tenuiter sericeis ; sepala 5, 0,6 cm longa, sericea ; petala 5, rubra, 1 cm longa, utraque pagina sericea, extra argentea, dentibus 5-6, ca. 3 mm longis ; stamina 50, sericea, filamento brevi, antheræ labio exteriore longe caudato ; ovarium velutinum, loculis 2 quibusque ovula 6 continentibus.

Drupa ovoidea leviter applanata, 4 × 2,5 cm ; mesocarpium parvum ; nux vix rugosa, marginibus valde applanatis, duobus faciebus convexis fissuram medianam ferentibus.

E. bifloro Tirel *floribus longioribus et pluribus in quaque inflorescentia, fructu applanato et majore differt. Affinis* E. colnettianis Guillaumin *sed sepalis sericeis et fructus nuce 2 fissuras medianas ferenti distinctus.*

Type : *McPherson 3548*, Mt. Panié, *ca.* 1500 m, fl. et fr., 16.1.1981 (holo-, P).

Arbuste de 3-4 m ; rameaux relativement robustes, à pubescence apprimée visible seulement à la loupe sur les extrémités, à cicatrices foliaires très en relief ; bourgeons couverts d'un exsudat visqueux et brillant. Feuilles coriaces et rigides, groupées vers le sommet des rameaux ; limbe de 4-8 × 1,5-3 cm, elliptique à légèrement obové, sommet obtus parfois très brièvement acuminé, base aiguë, marges à faibles crénelures serrées et régulières dont le mucron glanduleux terminal persiste souvent ; face supérieure d'abord finement soyeuse puis glabre et brillante ; face inférieure argentée et couverte de fins poils soyeux. Nervure médiane un peu saillante au-dessus, proéminente en dessous ; nervures secondaires 10-14 paires peu espacées (0,2-0,6 cm), légèrement arquées, visibles presque jusqu'au bord sur le sec au-dessus, un peu saillantes en dessous ; réseau de nervilles à peine visible sur le sec à la face inférieure. Pétiole assez robuste, long de 0,6-1,8 cm, d'abord garni de très petits poils apprimés, semi-cylindrique et parfois parcouru par une légère crête au-dessus.

Inflorescences dressées à l'aisselle des dernières feuilles ; axes robustes, longs de 4-7 cm, à fine pubescence apprimée, portant 4-8 fleurs pendantes ; pédicelles trapus, finement soyeux, longs de 0,6-0,8 cm. Boutons soyeux, oblongs, aigus au sommet, à ligne de contact des sépales un peu saillante, à pétales involutés. Sépales 5, longs de 0,6 cm, orange-clair, lancéolés, à dense revêtement soyeux des 2 côtés. Pétales 5, longs de 1 cm, rouges et couverts de longs poils argentés sur toute la face externe sauf à l'extrême bord ; sur l'intérieur, poils soyeux particulièrement denses à la base et le long des nervures ; chaque pétale bordé de 5-6 dents parfois divisées, se chevauchant ±, longues de 3 mm env. Étamines 50, longues de 7-8 mm, couvertes de poils soyeux presqu'apprimés ; filet arqué, long de 2 mm ; anthère linéaire à lèvre interne aiguë et lèvre externe longuement caudée (appendice glabre d'au moins 1,5 mm). Colerette discale hirsute. Ovaire ovoïde couvert de poils courts et très denses ; style de 4-5 mm, subulé et faiblement bisillonné, glabre dans la moitié supérieure ; 2 loges ovariennes contenant chacune 2 séries accolées de 3 ovules.

Fruit : généralement, sur chaque axe inflorescentiel, un seul fruit arrive à maturité porté par un pédicelle très épaissi. Grosse drupe ovoïde, de 4 × 2,5 cm, à symétrie bilatérale (aplatissement dans le plan de la cloison séparant les 2 loges) [1] ; mésocarpe ferme et peu épais ; noyau de 3,8 × 2,3 cm, très aplati sur les bords, à 2 faces bombées parcourues par une fissure médiane, à surface ne présentant que de petites irrégularités, ridules et trous, monosperme (avortement d'une loge).

Autre matériel étudié : *McPherson 2417*, Mt. Panié, *ca.* 1600 m, fl., 7.2.1980, P.

Comme nous l'avons déjà signalé, cette espèce rappelle beaucoup *E. biflorus* en particulier par le port et le feuillage ; cependant, quelques caractères végétatifs différentiels ont été relevés : chez *E. biflorus*, les rameaux sont plus grêles et complètement glabres, les feuilles présentent toujours un bref acumen au sommet et un revêtement de la face inférieure beaucoup moins fourni, le nombre de paires de nervures secondaires ne semble pas dépasser 10 et le pétiole apparaît plus élancé. En ce qui concerne les fleurs, à dense revêtement soyeux dans les 2 espèces, chez *E. biflorus* leur nombre se réduit à 2 par inflorescence et leur taille est vraisemblablement inférieure, si l'on en juge par celle des boutons (aucun spécimen à l'anthèse dans nos collections).

1. Dans toutes les autres espèces néocalédoniennes, l'aplatissement, lorsqu'il existe, se présente perpendiculairement à cette cloison.



Elæocarpus gordonii Tirel : **1**, rameau florifère × 2/3 ; **2**, détail de la marge foliaire au-dessus ; **3**, fleur × 2 ; **4**, sépale, face interne × 2 ; **5**, pétale, face externe × 2 ; **6**, pétale, face interne × 2 ; **7**, étamines et pistil avec coupe partielle de l'ovaire montrant les ovules × 4 ; **8**, étamine de profil × 6 ; **9**, rameau fructifère × 2/3 ; **10**, noyau de profil × 2/3 ; **11**, noyau de face × 2/3 ; **12**, coupe transversale du noyau × 2/3. (*McPherson 3548*).

C'est plutôt avec *E. colnettianus* que l'examen de l'appareil reproducteur conduit à faire le rapprochement. Autre espèce à pétales rose argenté, *E. colnettianus* se distingue cependant aisément par ses fleurs à calice glabre ou presque, par ses fruits sensiblement de même taille mais ellipsoïdes et à chair plus tendre et plus abondante ne laissant pas deviner la forme du noyau ; ce dernier est comprimé latéralement dans le plan loculicide et les 2 fissures longitudinales ne courent pas au milieu des faces bombées mais le long des bords aplatis. Dans la clé des espèces néocalédoniennes (Tirel, 1982) c'est à côté de *E. colnettianus* que se situe *E. gordonii.*

La découverte de cette 30e espèce nous donne l'occasion de revenir sur les groupes que nous avions définis il y a quelques années (Tirel, 1978) et que nous pouvons ainsi compléter. Dans un esprit pratique, nous en proposons aujourd'hui une clé, basée sur des caractères généralement faciles à observer, permettant, non seulement de repérer les espèces affines, mais aussi de mieux comprendre certains rapprochements.

Clé des groupes néocalédoniens d'Elæocarpus

1. Fleurs à pétales extérieurement glabres ou presque.
   2. Fleurs de 2-8 mm. Fruit ellipsoïde-ovoïde de 0,8-2 cm de diam. longit. ; noyau finement verruqueux-échinulé. La plupart des espèces à feuilles relativement petites.
      3. Fleurs de 3-8 mm ; boutons ellipsoïdes-ovoïdes ; ovaire à 2 loges contenant chacune 4-6 ovules.
         Section *DICERA* Brongn. & Gris, Bull. Soc. bot. Fr. 8 : 201, 1861.
         4. Androcée de 15 étamines.
            Groupe I : *E. rotundifolius* Brongn. & Gris, *E. baudouinii* Brongn. & Gris, *E. seringii* Montr., *E. spathulatus* Brongn. & Gris, *E. vaccinioides* Brongn. & Gris, *E. pulchellus* Brongn. & Gris, *E. alaternoides* Brongn. & Gris.
         4'. Androcée de 25-30 étamines.
            Groupe II : *E. nodosus* Baker f., *E. vieillardii* Brongn. & Gris.
      3'. Fleurs de 2-4 mm plus larges que hautes ; boutons subsphériques ; ovaire à 2 loges contenant chacune 2 ovules.
         Groupe III. — Section *LOBOPETALUM* Schltr., Bot. Jahrb. 54 : 100, 1916 (*sensu lato* : pétales non pas strictement bilobés, mais faiblement lobés) : *E. toninensis* Baker f., *E. dognyensis* Guillaumin.
   2'. Fleurs de (0,8-) 1-3 cm. Fruit soit ellipsoïde-ovoïde de 3-4 cm, soit sphérique. Feuilles généralement grandes.
      5. Fruit sphérique de 1-2 cm de diamètre à noyau verruqueux parcouru par 4-5 sillons longitudinaux. Feuilles étroitement elliptiques, papyracées et planes.
         Groupe V. — Section *GANITRUS* Brongn. & Gris, *l.c.* : 202, 1861 : *E. angustifolius* Blume.
      5'. Fruit ellipsoïde ou ovoïde de 3-4 cm. Feuilles obovées-elliptiques soit épaisses et rigides, soit subcoriaces et un peu gaufrées.
         6. Feuilles soyeuses le long de la nervure médiane au-dessus, à pubescence éparse à soyeuse en dessous, épaisses et rigides, à bords généralement finement serretés. Pétales laciniés-dentés.
            Groupe IV. — (2, 4 ou 6 ovules dans chacune des 2 loges de l'ovaire ; étamines 24-32 ou *ca.* 100 ; ornementation du noyau très variable) : *E. weibelianus* Tirel, *E. kaalaensis* Däniker, *E. moratii* Tirel.
         6'. Feuilles glabres des 2 côtés, rigides ou gaufrées, à bords entiers ou sinués. Pétales lobés-dentés.
            Groupe VI. — (6 ou 8 ovules dans chacune des 2-5 loges ovariennes ; étamines 30-50 ; surface du noyau presque lisse) : *E. comptonii* Baker f., *E. hortensis* Guillaumin, *E. brachypodus* Guillaumin, *E. ovigerus* Brongn. & Gris, *E. leratii* Schltr.

1′. Fleurs à pétales présentant extérieurement un dense revêtement soyeux ; étamines (40-) 50-125, le plus souvent caudées ; ovaire biloculaire. Surface du noyau à peine rugueuse. Taille des feuilles et des fleurs très variable.

Groupe VII. — Section *MONOCERA* Brongn. & Gris, *l.c.* : 101, 1861.

7. Fruit à noyau fusiforme-ovoïde de section ronde : *E. biflorus* Tirel, *E. geminiflorus* Brongn. & Gris, *E. speciosus* Brongn. & Gris, *E. gummatus* Guillaumin, *E. guillainii* Vieillard, *E. bullatus* Tirel, *E. castanæfolius* Guillaumin, *E. yateensis* Guillaumin.

7′. Fruit à gros noyau ellipsoïde-ovoïde aplati, à symétrie bilatérale : *E. colnettianus* Guillaumin, *E. gordonii* Tirel.

On remarquera de légères modifications par rapport à notre premier exposé sur ces groupes : mises en synonymie de certains taxons après étude plus approfondie du matériel et de la bibliographie (Tirel & Raynal, 1980), existence de 2 nouvelles espèces et élargissement de la conception du groupe IV, groupe très artificiel au demeurant.

Si nous mentionnons la correspondance avec certaines sections déjà établies et signalons pour la première fois celle du groupe III avec la section *Lobopetalum* que Schlechter avait créée pour une espèce de Nouvelle-Guinée, ce type de rapprochement n'a pu être effectué pour tous les groupes. En effet les critères choisis pour le classement des espèces varient souvent suivant les territoires et les auteurs (Smith, 1944, 1953 ; Coode, 1978). Nous laissons donc au monographe de ce genre très complexe, le soin de proposer des divisions à l'échelle de l'Ancien monde et nous contentons d'un regroupement local facilitant, du moins nous l'espérons, la reconnaissance des espèces de Nouvelle-Calédonie.

BIBLIOGRAPHIE

Brongniart, A. & Gris, A., 1861. — Description de quelques Eléocarpacées de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Soc. bot. Fr.* 8 : 200-202.

Coode, M. J., 1978. — Conspectus of Elæocarpaceæ in Papuasia. *Brunonia* 1 (2) : 160-246.

Schlechter, R., 1916. — Die Elæocarpaceen Papuasiens. *Bot. Jahrb.* 54 : 92-155.

Smith, A. C., 1944. — Studies of Papuasian plants, VI. Elæocarpaceæ. *J. Arn. Arb.* 25 : 222-270.

Smith, A. C., 1953. — Studies of Pacific Island Plants, XV. The Genus Elæocarpus in the New-Hebrides, Fidji, Samoa, and Tonga. *Contr. U. S. Nat. Herb.* 30 : 523-573.

Tirel, C., 1978. — A propos du genre Elæocarpus en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, ser. 2, 17 (4) : 441-454.

Tirel, C. & Raynal, J., 1980. — Recherches bibliographiques sur trois espèces d'Elæocarpus (Elæocarpaceæ). *Adansonia*, ser. 2, 20 (2) : 169-177.

Tirel, C., 1982. — Eléocarpacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances* 11 : 3-124.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 289-294.

Révision du genre *Merrilliopanax* Li *(Araliaceæ)*

SHANG Chih-bei

Résumé : Dans cette révision du genre *Merrilliopanax*, trois espèces sont distinguées avec deux nouvelles combinaisons, *M. membranifolius* (W. Smith) Shang, *M. alpinus* (C. B. Clarke) Shang. Des synonymies nouvelles sont proposées : *M. chinensis* est mis sous *M. listeri* (King) Li, *M. cordifolia*, *M. tibetanus* et *Tetrapanax tibetanus* sont considérées comme conspécifiques de *M. alpinus* (C. B. Clarke) Shang.

Summary : In this revision only 3 species are retained with two new combinations, *M. membranifolius* (W. Smith) Shang, *M. alpinus* (C. B. Clarke) Shang. New synonyms are proposed : *M. chinensis* is placed under *M. listeri* (King) Li, *M. cordifolia*, *M. tibetanus* and *Tetrapanax tibetanus* are considered as conspecific with *M. alpinus* (C. B. Clarke) Shang.

Shang Chih-bei, Institut forestier de Nanjing, Jiangsu, Chine ; Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Ce petit genre, basé sur *Dendropanax listeri* King, a été créé en 1942 par LI Hui-lin ; à ce moment-là on comptait deux espèces : *M. listeri* (King) Li et *M. chinensis* Li. Puis, un botaniste indien, A. R. K. SASTRY (1967) et deux botanistes chinois C. Y. WU & S. K. WU (1978) ont publié deux nouvelles espèces : *M. cordifolia* et *M. tibetanus*.

Au cours de mes recherches, j'ai considéré que ces espèces n'avaient pas toutes été bien définies, ni dans les herbiers européens, ni dans ceux de Chine. D'où la nécessité d'une révision et d'une mise au point de ce genre.

Grâce à un séjour d'étude au BM, E, K, j'ai pu consulter un abondant matériel et les échantillons types ce qui m'a permis de clarifier la délimitation des espèces à rapporter à ce genre. Il en résulte que trois espèces seulement peuvent être retenues : *M. membranifolius* (W. Smith) Shang, *M. listeri* (King) Li et *M. alpinus* (C. B. Clarke) Shang.

MERRILLIOPANAX Li

Sargentia 2 : 62 (1942) ; HOO & TSENG, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 54 : 80 (1978) ; FENG & Y. R. LI, Fl. Yunn. 2 : 453 (1979).

Arbrisseaux ou petits arbres inermes, à poils étoilés. Feuilles alternes, simples, 2-3-lobées ou non lobées, à bord entier ou denté ; stipules petites, connées avec les pétioles ou indistinctes.

Inflorescences en panicules d'ombelles, terminales et axillaires au sommet de la même tige. Fleurs petites, non articulées sur leur pédicelle. Calice en tube terminé par 5 dents. Ovaire à 2 loges uniovulées. Styles 2, libres ou ± soudés à la base.

Fruits ellipsoïdes ou globuleux ; graines 2, albumen uniforme.

Espèce-type : *Merrilliopanax listeri* (King) Li (= *Dendropanax listeri* King).

Distribution. — Ce genre est endémique de la région E. Himalaya, de 1200 à 3300 m d'altitude (Carte) ; sa répartition plus détaillée est donnée à la description de chaque espèce.



Répartition des 3 espèces de **Merrilliopanax**

Affinités. — Voisin de *Dendropanax*, *Nothopanax* et *Brassaiopsis*, ce genre peut s'en distinguer comme suit :

1. Rameaux pourvus d'aiguillons . . . . *Brassaiopsis*

1'. Rameaux dépourvus d'aiguillons.

  2. Pédicelle articulé ; fruit en général comprimé . . . . *Nothopanax*

  2'. Pédicelle non articulé ; fruit globuleux, non comprimé.

    3. Plante glabre ; inflorescence terminale, en ombelle solitaire ou en petit nombre formant une panicule . . . . *Dendropanax*

    3'. Plante ± pubescente ; inflorescence terminale et axillaire en ombelles nombreuses formant de grandes panicules . . . . *Merrilliopanax*

Clé des espèces

1. Feuilles oblongues-elliptiques ou lancéolées-elliptiques, non lobées, denticulées au bord, caudées-acuminées au sommet ; inflorescence souvent glabre. 1. *M. membranifolius*
1'. Feuilles largement elliptiques, ovales ou presque circulaires, les unes entières, les autres 2-3-lobées ; inflorescence pubescente.
  2. Feuilles largement elliptiques ou ovales, largement cunéiformes ou arrondies à la base, entières ou légèrement dentées sur le bord.................. 2. *M. listeri*
  2'. Feuilles ovales ou presque circulaires, cordiformes (rarement arrondies) à la base, irrégulièrement dentées sur le bord......................... 3. *M. alpinus*

1. **Merrilliopanax membranifolius** (W. Smith) Shang, *comb. nov.*

— *Nothopanax membranifolius* W. Smith, Notes R. Bot. Gard. Edinb. 10 : 53 (1917) ; type : *G. Forrest 8086*, Yunnan, E.
— *Gilibertia membranifolia* (W. Smith) Hand.-Mazz., Symb. Sin. 7 : 692 (1933) ; Oesterr. Bot. Zeitschr. 88 : 305 (1939).
— *G. myriantha* Hand.-Mazz., Anz. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. 60 : 184 (1923) ; type : *Handel-Mazzetti 8303*, W.
— *Merrilliopanax listeri* auct, *non* (King) Li, Sargentia 2 : 63, *fig. 10* (1942) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 54 : 81 (1978) ; Feng & Y. R. Li, Fl. Yunn. 2 : 453 (1979).

Arbrisseau de 2-7 m à rameaux grêles, glabres ou un peu pubescents. Feuilles membraneuses ou papyracées, oblongues-elliptiques ou lancéolées-elliptiques, de 8-20 × 3-8 cm (rarement 23 × 10 cm), ± arrondies à la base, brusquement caudées-acuminées au sommet sur 1-3 cm, non lobées, denticulées sur le bord ; nervures principales 3, près de la base ; nervures latérales 4-6 paires ; nervures tertiaires apparentes sur les deux faces ; pétiole grêle, glabre, long de 5-10 cm.

Inflorescence en panicule, longue de 8 cm env., souvent plus courte que les feuilles, glabre ou légèrement pubescente, à tomentum étoilé. Ombelles formées de 5-12 fleurs, de 2 cm env. de diamètre. Pédicelle long de 6-10 mm. Tube du calice long de 1,5 mm, glabre ou peu pubescent, 5-denticulé. Pétales 5, ovales-triangulaires, longs de 2 mm. Ovaire biloculaire ; styles 2, libres ou soudés à la base.

Fruits ellipsoïdes-globuleux, longs de 4-5 mm.

Type : *G. Forrest 8086*, Chine, Yunnan, E.

Espèce répandue dans le sud-ouest de la Chine (Yunnan), en Birmanie et au nord-est de l'Inde, dans les forêts ou dans les fourrés secondaires, de 1600 à 3300 m d'altitude.

Remarques. — 1. Les spécimens de cette espèce sont souvent identifiés, à tort, *M. listeri* (King) Li par plusieurs auteurs, car H. L. Li (*l.c.*) a confondu les deux espèces et a cité tout le matériel de *M. membranifolius* sous le nom de *M. listeri*. L'illustration de Li est également incorrecte. En réalité, ces deux espèces sont bien différentes et on peut les distinguer aisément (cf. clé des espèces).

2. Les dimensions des feuilles sont assez variables ; elles peuvent atteindre 23 × 10 cm, mais leur forme est toujours la même ; on peut donc facilement la distinguer des autres espèces.

Matériel étudié. — Chine : *G. Forrest 7704, 8086* (E, K), Yunnan, Tengchong ; *G. Forrest 11282, 15046* (K), *15048* (E), *15189* (K), *15789* (E), *17282, 17644, 18077, 18142, 24263, 24635, 25166, 26049* (E, K), *29418* (E), Shweli-Salwin divide ; *H. T. Tsai 54950* (PE), Salwin valley ; *Handel-Mazzetti 8984* (P), *J. F. Rock 7016, T. T. Yu 19163, 19476* (E), *20133* (E, PE), *23129* (E), Mekong-Salwin divide ; *K. M. Feng 8141, 8603, C. W. Wang 66896, T. T. Yu 19136* (PE), Gongshan ; *H. T. Tsai 56557* (PE), Shang-pa-hsien ; *C. W. Wang 90123* (PE), Lonlin. — Birmanie : *F. Kingdon-Ward 9234* (BM), *13493* (BM, E), Nam Tamai valley. — Inde : *F. Kingdon-Ward 11051* (BM), Assam.

2. **Merrilliopanax listeri** (King) Li

Sargentia 2 : 63 (1942) *quoad nom. tantum.*
— *Dendropanax listeri* King, J. As. Soc. Beng. 67 (2) : 294 (1898) ; Ann. Bot. Gard. Calcutta 9 : *tab. 55* (1901) ; Merrill, Brittonia 4 : 133 (1941).
— *Gilibertia listeri* (King) Hand.-Mazz., Anz. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. 60 : 185 (1923).
— *Merrilliopanax chinensis* Li, Sargentia 2 : 65 (1942) ; Sastry, Blumea 15 : 293 (1967) ; Icon. Cormophyto. Sin. 2 : 1033, *fig. 3795* (1972) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 54 : 81 (1978) ; Feng & Y. R. Li, Fl. Yunn. 2 : 454 (1979), *syn. nov.* ; type : *T. T. Yu 20174* (holo-, A ; iso-, E, KUN).

Petit arbre de 7 m env., à tiges couvertes d'un tomentum jaunâtre-grisâtre à l'état jeune, devenant glabres. Feuilles papyracées, largement elliptiques ou ovales, de 6-18 × 4-10 cm, largement cunéiformes ou arrondies à la base, acuminées au sommet, entières ou 2-3-lobées (profondément 3-lobées souvent sur certains rejets) ; lobes ovales-triangulaires, les médians souvent plus larges, à bord entier ou présentant quelques dents espacées ; face supérieure glabre, face inférieure à poils étoilés ou presque glabre ; 3 nervures principales à la base ; nervures latérales 4-5 paires, saillantes sur les deux faces ; pétiole grêle, long de 4-15 cm.

Inflorescence en panicule lâche, longue de 10-15 cm, axes principaux et secondaires recouverts d'un tomentum étoilé, espacé. Ombelles formées de 4-7 fleurs. Pédicelle long de 3-8 mm. Tube du calice à 5 dents, petites. Pétales et étamines non vus.

Fruits subglobuleux, de 5 mm de diamètre env., à 2 styles persistants soudés à la base, réfléchis au sommet.

Type : *J. L. Lister 198*, Inde (holo-, K ; iso-, P).

Espèce répandue en Chine (nord-ouest du Yunnan), en Birmanie septentrionale, au nord-est de l'Inde, dans les forêts, de 1200 à 1700 m d'altitude.

Remarque. — L'examen des spécimens types de *M. listeri* (King) Li et de *M. chinensis* Li, permet de conclure à la conspécificité de ces deux taxons : la forme, la dimension, la structure, la nervation des feuilles ainsi que l'inflorescence sont identiques ; en particulier, la présence simultanée de feuilles lobées et non lobées chez le type de *M. listeri* ne permet pas de distinguer cette espèce de *M. chinensis*.

Matériel étudié. — Chine : *T. T. Yu 20174* (E, KUN), *K. M. Feng 24753*(KUN), Yunnan, Kiukiang valley. — Birmanie : *F. Kingdon-Ward 20652* (BM, E), N. Triangle. — Inde : *J. L. Lister 198* (K, P), Daphla Hills.

3. **Merrilliopanax alpinus** (C. B. Clarke) Shang, *comb. nov.*

— *Brassaiopsis alpina* C. B. Clarke, Fl. Brit. Ind. 2 : 736 (1879) ; Mizush., Fl. East Himal. : 226 (1966) ; type : *J. D. Hooker s.n.*, Sikkim, K.
— *Euaraliopsis alpina* (C. B. Clarke) Balakr., J. Bombay Nat. Hist. Soc. 67 (1) : 60 (1970).
— *Pseudobrassaiopsis alpina* (C. B. Clarke) R. N. Banerjee, J. Bombay Nat. Hist. Soc. 72 (1) : 72 (1975).
— *Tetrapanax tibetanus* Hoo, Acta Phytotax. Sin., add. 1 : 129 (1965) ; Hoo & Tseng, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 54 : 14 (1978), *syn. nov.* ; type : *Mt. Jolmolungma Exped. 348*, PE.
— *Merrilliopanax cordifolia* Sastry, Blumea 15 : 297, *fig. 1* (1967), *syn. nov.* ; type : *A. R. K. Sastry 44893A*, CAL.
— *M. tibetanus* C. Y. Wu & S. K. Wu, Acta Phytotax. Sin. 16 (4) : 122, *fig. 2* (1978), *syn. nov.* ; type : *Tibet Complex Exped. 4929*, PE.

Petit arbre à rameaux annuels couverts d'un tomentum dense, étoilé, blanchâtre ou brun-blanchâtre, devenant glabre. Feuilles membraneuses ou papyracées, ovales ou ovales-oblongues, ou presque circulaires, de 10-20 × 8-23 cm, atteignant 30 × 36 cm, cordiformes, parfois arrondies à la base, non lobées ou à 3 lobes ovales-triangulaires, acuminés au sommet, à dents irrégulières sur le bord ; faces densément couvertes d'une pubescence gris-blanchâtre étoilée, devenant glabres sauf les aisselles et nervures de la face inférieure ; nervures principales 5-7, digitées ; veinules visibles sur les deux faces ; pétiole long de 4-18 cm, dilaté à la base, pubescent puis devenant presque glabre.

Inflorescence en panicule, longue de 10-30 cm, couverte d'un tomentum gris-blanchâtre étoilé. Ombelles de 1 cm de diamètre env., à 7-15 fleurs. Pédicelle long de 3-7 mm. Tube du calice à 5 dents, petites, triangulaires. Pétales 5, longs de 2 mm, oblongs triangulaires, réfléchis. Étamines 5, longues de 2 mm env. Ovaire biloculaire ; styles 2, libres.

Fruits globuleux, de 3-4 mm de diamètre.

Type : *J. D. Hooker s. n.*, Sikkim, K.

Espèce répandue dans les forêts du sud-ouest de la Chine (sud du Tibet), du Népal, du Bhoutan, du Sikkim et du nord-est de l'Inde, de 1500 à 3100 m d'altitude.

Remarques. — 1. Un spécimen récolté au Sikkim par J. D. Hooker et un autre au Tibet ont été nommés respectivement *Brassaiopsis alpina* C. B. Clarke et *Tetrapanax tibetanus* Hoo. L'examen des types de ces deux taxons nous conduit à rejeter leur appartenance respective aux genres *Brassaiopsis* et *Tetrapanax* et à les rattacher au genre *Merrilliopanax*. Il n'y a, en effet, pas d'épines ni de stipules ; les inflorescences sont mixtes (terminales et axillaires), les fleurs petites ; le calice a 5 dents et non 4 ; il y a 5 pétales et non 4 (chez *Tetrapanax*) ; les styles sont soudés seulement à la base. La présence de stipules mentionnée par Hoo dans sa nouvelle espèce est inexacte : aucun spécimen, en fait, y compris le type, n'en possède.

2. Bien que n'ayant pu examiner les spécimens types de *M. cordifolia* Sastry et *M. tibetanus* C. Y. Wu & S. K. Wu, leur mise en synonymie est proposée à la suite de l'étude de nombreux spécimens et de la comparaison des illustrations qui les représentent. Aucun caractère essentiel ne les différencie de *M. alpinus*.

Matériel étudié. — Chine : *Mt. Jolmolungma Exped. 348* (PE), Tibet (Xizang), fleuve Kama ; *Tibet Complex Exped. 5575* (PE), Dinggyê Xian. — Népal : *J. D. A. Stainton 7007* (BM), Milke Dara ; *J. D. A. Stainton 613, 5948, 7031* (BM), Meloa Khola ; *L. W. Beer 25584* (BM), Iswa Khola ; *L. W. Beer & al. 13312* (BM), Barun Khola ; *L. H. Williams 445* (BM), Ehkintaku. — Bhoutan : *B. J. Gould 400* (K), *S. Bowes Lyon 2292* (BM), Trongsa ; *F. Ludlow & al. 20833* (BM), Lad ; *R. E. Cooper 4450* (BM, E) Rosha ; *A. J. C. Grierson & al. 1934, 2557* (E), S. du Sengor, Sheedrang. — Sikkim : *J. H. Lace 2292, 2302* (E), Pachium ; *J. S. Gamble 2248 A, 6908, 7254, 10422, J. D. Hooker s. n., G. King 902* (K), s. loc. précise. — Inde : *H. Hara & al. 2885* (K), E. Inde ; *Rohmoo Lepcha 1233* (E), E. Himalaya.

Remerciements : Je remercie sincèrement le Professeur Jean-F. Leroy, pour l'accueil chaleureux qu'il m'a accordé au Laboratoire de Phanérogamie pour effectuer ce travail. Je suis reconnaissant au Dr. J. E. Vidal, Maître de Recherche honoraire au C.N.R.S. et à Mme Y. Vidal, de l'aide qu'ils m'ont apportée dans la préparation et la présentation de cet article.

INDEX DES NOMS SCIENTIFIQUES

Les synonymes sont en *italique*. Le nombre renvoie au numéro de l'espèce dans le texte.

Brassaiopsis Decne. & Planchon
alpina C. B. Clarke, 3
Dendropanax Decne. & Planchon
listeri King, 2
Euaraliopsis Hutch.
alpina (C. B. Clarke) Balakr., 3
Gilibertia Ruiz & Pavon
listeri (King) Hand.-Mazz., 2
membranifolia (W. Smith) Hand.-Mazz., 1
myriantha Hand.-Mazz., 1
Merrilliopanax Li
alpinus (C. B. Clarke) Shang, 3
chinensis Li, 2
cordifolia Sastry, 3
listeri auct. *non* (King) Li, 1
listeri (King) Li, 2
membranifolius (W. Smith) Shang, 1
tibetanus C. Y. Wu & S. K. Wu, 3
Nothopanax Seemann
membranifolius W. Smith, 1
Pseudobrassaiopsis R. N. Banerjee
alpina (C. B. Clarke) R. N. Banerjee, 3
Tetrapanax C. Koch
tibetanus Hoo, 3

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 295-302.

Le spectre architectural : Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière

H. de Foresta

Résumé : Le concept de spectre architectural — distribution des modèles architecturaux des arbres au sein d'une communauté végétale — est présenté. Quelques exemples préliminaires de spectres architecturaux, établis pour la forêt tropicale humide et la végétation pionnière en Guyane française, permettent de souligner l'utilité de ce concept dans l'analyse des relations éventuelles entre modèles architecturaux et écologie, préalable indispensable à une compréhension de la stratégie des différents modèles.

Summary : The concept of architectural spectrum — distribution of the architectural models of trees in a plant community — is set out. A few preliminary examples are given, concerning tropical rainforest and pioneer vegetation in French Guiana. These examples allow us to emphasize the efficiency of this concept in the analysis of possible relationships between architectural models and ecology.

Hubert de Foresta, Laboratoire de Botanique, Institut de Botanique, 163, rue A. Broussonet, 34000 Montpellier, France.

Dans leur « Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux » (1970), Hallé & Oldeman proposaient une classification des formes de croissance des arbres tropicaux. Cette classification ne présumait pas des relations éventuelles entre forme architecturale et écologie. Une première ébauche de rapprochement entre ces deux variables apparaît en 1978 (Hallé & al.), où, à la description des modèles architecturaux, est associé un court paragraphe indiquant leurs tendances écologiques. Enfin, Fournier (1979) tentait de relier modèles et biotopes, notamment par l'étude de milieux contraignants (mangroves, hautes montagnes...) où elle concluait à l'existence de certaines relations.

Nous voulons présenter ici le concept de *spectre architectural* en tant qu'outil objectif d'analyse des relations entre modèles architecturaux et situations écologiques. Quelques exemples de spectres architecturaux sont présentés, qui permettent de suggérer, malgré le caractère préliminaire des résultats, que certains modèles sont favorisés dans les conditions particulières associées au développement de la végétation pionnière en forêt tropicale humide.

ARCHITECTURE DES ARBRES

Résumons brièvement les trois notions principales (Hallé & Oldeman, 1970 ; Oldeman, 1974 ; Hallé & al., 1978) qui sont utilisées ici :

— *l'architecture* d'un arbre peut être définie comme l'ensemble des formes structurales observables à un moment donné chez cet arbre.

— *le modèle architecturale* doit être compris comme le programme de croissance déterminant les formes architecturales successives d'un arbre. Un petit nombre de critères morphologiques — durée de vie des méristèmes, types d'axes (plagiotropes/orthotropes/mixtes), croissance continue ou rythmique, chronologie de la ramification — définit une combinatoire qui permet de rapporter une espèce à l'un des 23 modèles déjà décrits. Ces modèles constituent en fait des points de repère privilégiés au sein d'un continuum de formes arborescentes.

— *la réitération* est un processus de replication plus ou moins complète du modèle architectural, déterminé par des stimuli environnementaux. Lorsqu'elles ne consistent pas en une simple régénération d'un modèle à la suite d'un traumatisme, ces réitérations sont considérées comme adaptatives (de Castro e Santos, 1980), entraînant une augmentation importante de la masse foliaire, en réponse aux variations, dans un sens favorable, des facteurs écologiques verticaux du milieu forestier (Oldeman, 1974 ; Hallé & al., 1978).

LE SPECTRE ARCHITECTURAL

Pour Rollet (1979), « le concept de modèle architectural prolonge celui de type biologique au sens de Raunkiaer » ; il est ainsi amené à suggérer l'établissement de spectres de modèles architecturaux, par analogie avec les spectres de types biologiques. Fournier (1979) renouvelle cette suggestion, dans le but de comparer la pression écologique de différents biotopes sur leur composition en modèles.

C'est la notion de spectre architectural, calquée sur celle de spectre biologique, qui est reprise, développée et appliquée ici pour la première fois ; mais deux types de spectres peuvent être envisagés :

— *le spectre architectural* représente la distribution des espèces en fonction des modèles, liant ainsi floristique et architecture.

— *le spectre architectural réel* (correspondant au spectre biologique réel défini par Carles, 1948) représente la distribution des individus et non plus des espèces, en fonction des modèles, rapprochant ainsi structure et architecture.

Il faut insister sur le fait qu'il sera toujours difficile, voire parfois impossible, dans les milieux à forte richesse spécifique, de connaître avec précision l'architecture de toutes les espèces présentes ; le réalisme nous incite donc à proposer que la réalisation d'un spectre architectural réel, dans de tels milieux, porte sur les espèces les plus abondantes. Ce type

de spectre apparaît suffisant ici, en raison de la valeur qu'il accorde à l'écologie par l'intermédiaire des espèces dominantes, pour permettre de dégager les relations éventuelles entre modèles et biotopes.

EXEMPLES DE SPECTRES ARCHITECTURAUX : VÉGÉTATION PIONNIÈRE ET FORÊT PRIMAIRE EN GUYANE FRANÇAISE

Il est clair que l'architecture d'une espèce n'est que l'un des aspects d'un cortège de caractéristiques biologiques. Nous nous plaçons ici dans l'hypothèse d'une valeur adaptative de l'architecture dans des milieux contraignants. Sur ce plan des contraintes, le sous-bois des forêts tropicales humides apparaît comme un milieu permissif, alors que la végétation pionnière, soumise notamment à de fortes variations de température et d'humidité, apparaît comme un milieu contraignant.

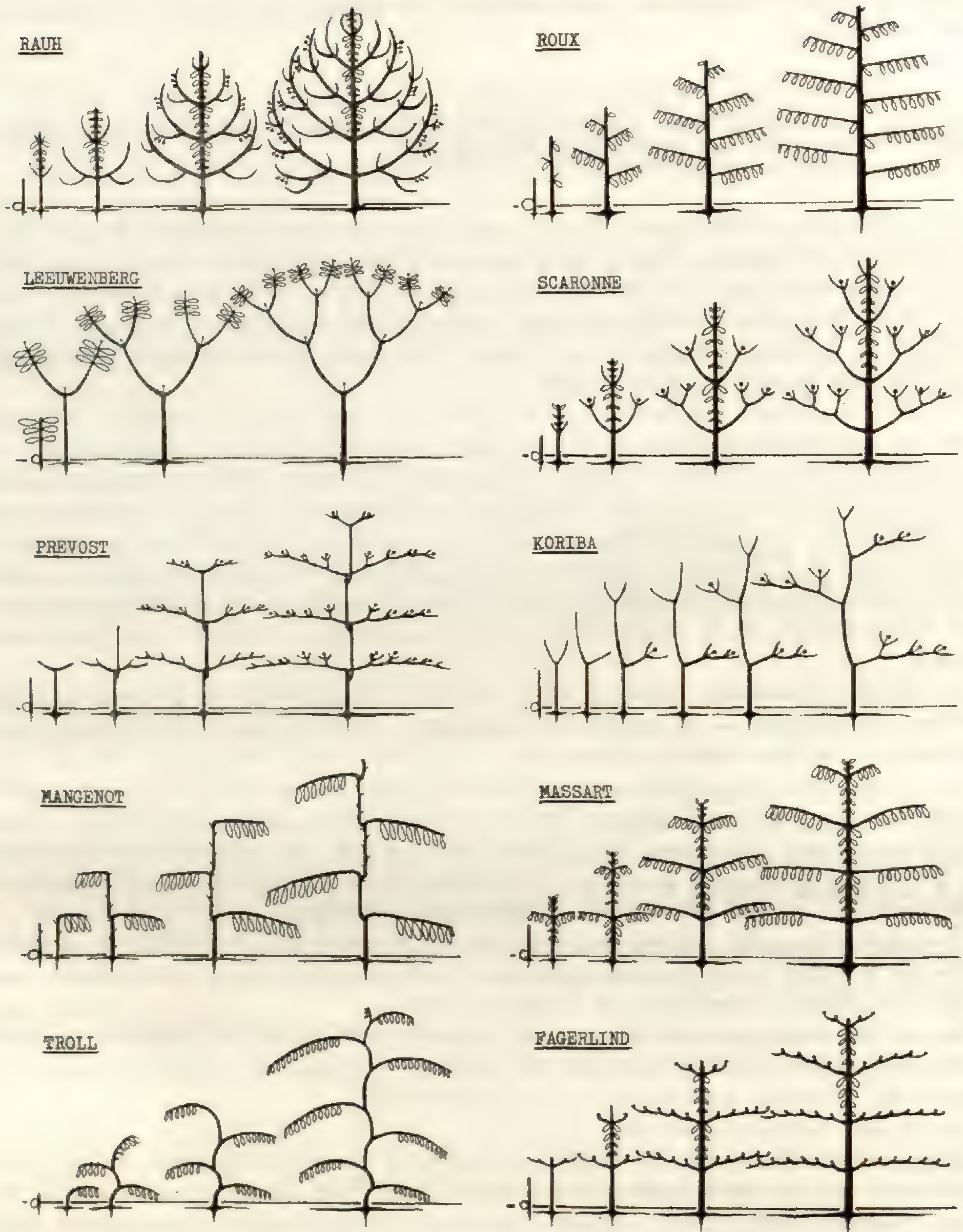
Les espèces de forêt primaire — à l'exclusion des espèces du sous-bois — traversent au cours de leur développement, après une phase de jeunesse passée dans l'ambiance tamponnée du sous-bois, des zones d'énergie lumineuse croissante. Dans le domaine architectural, on peut penser que la pression écologique ne s'exerce pas ici sur les modèles architecturaux, du fait de « la remarquable constance, en sous-bois, des conditions favorables à la croissance végétale » (Hallé & Oldeman, 1970), mais plutôt sur la capacité de réagir, au cours du développement, à un accroissement de l'énergie lumineuse disponible par un accroissement concomittant de la masse foliaire et ce, principalement grâce aux processus de réitération.

Les espèces pionnières, quant à elles, subissent des conditions d'énergie lumineuse constantes et maximales — ou proches du maximum — tout au long de leur développement. L'établissement de leur cime ne repose pas, en général, sur la réitération (Hallé & al., 1978 ; de Castro e Santos, 1980), mais sur l'expression du seul modèle initial ou d'un modèle régénéré à la suite d'un traumatisme. Dans une végétation pionnière, où les espèces apparaissent donc comme tributaires, sur le plan architectural, de l'efficacité du seul modèle initial, la pression écologique du milieu s'exercerait directement sur les formes architecturales élémentaires, c'est-à-dire sur les modèles architecturaux.

L'hypothèse formulée ici est alors que la composition en modèles de la végétation pionnière est le reflet d'une pression écologique, tandis que celle de la forêt primaire serait liée à des contingences floristiques et biogéographiques.

Nous ne disposons pas actuellement des éléments permettant de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse ; dans ce contexte, les exemples proposés ici constituent une étape, présentant des résultats limités sur le plan géographique.

La végétation d'une parcelle de 25 ha, coupée à titre expérimental, a été étudiée en détail trois ans et demi après défrichement de la forêt primaire, en Guyane française (de Foresta, 1981). Cette végétation pionnière apparaît dominée par quinze espèces (tableau 1), qui se partagent 85 % du nombre total des arbres. Les données architecturales concernant ces espèces montrent qu'on peut les regrouper en six modèles architecturaux, c'est-à-dire, par ordre d'abondance décroissante : Rauh, Roux, Leeuwenberg, Scarrone, Mangenot et Prévost-Koriba (Pl. 1). D'autres modèles peuvent être relevés sur la parcelle



Pl. 1. — Principaux modèles architecturaux rencontrés en végétation pionnière et en forêt primaire ; Guyane française, Piste de St Élie. (D'après Hallé & al., 1978).

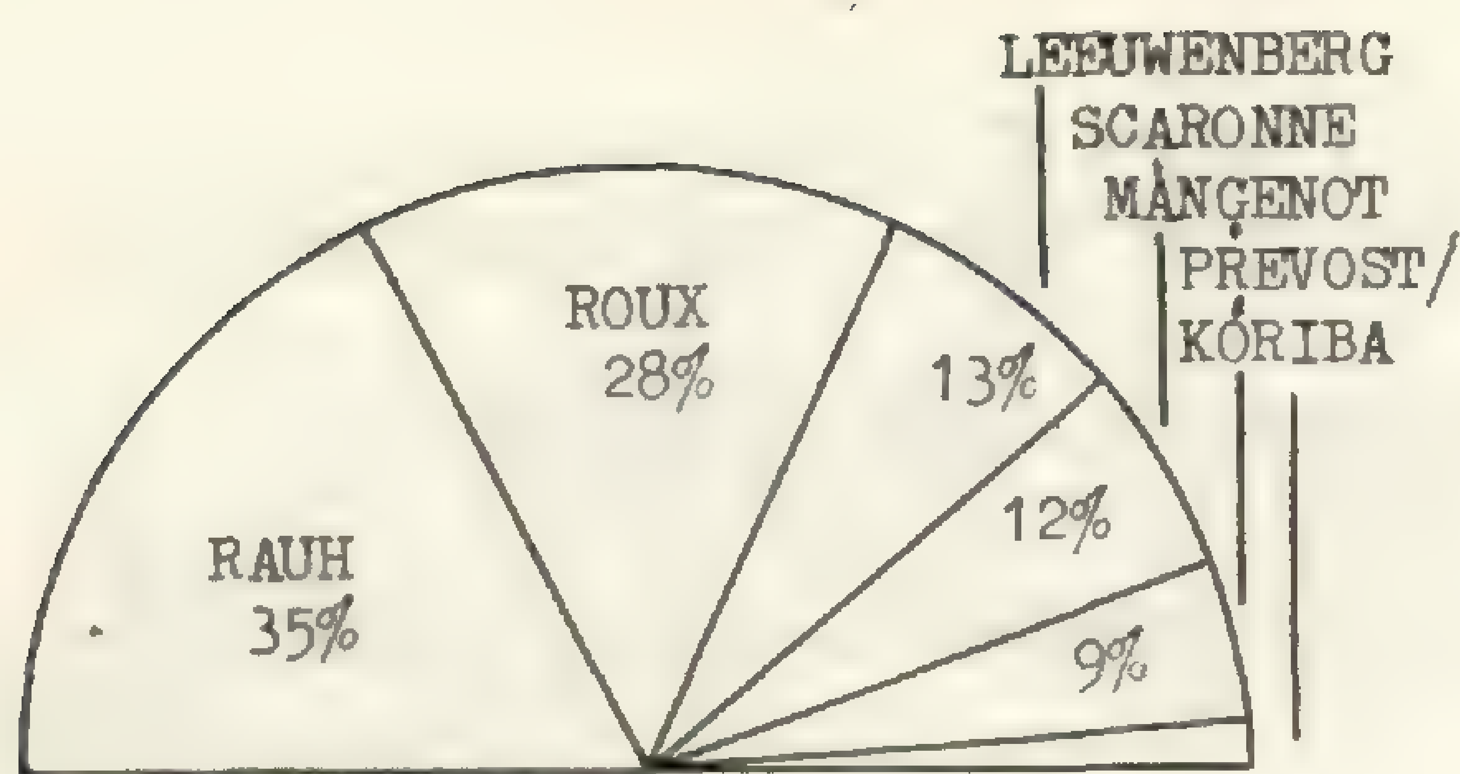
Tableau 1 : Végétation pionnière (3,5 ans) en Guyane française.
Modèles architecturaux et effectifs des principales espèces.

(Échantillon étudié : 1824 m²; effectif total : 2244 individus)

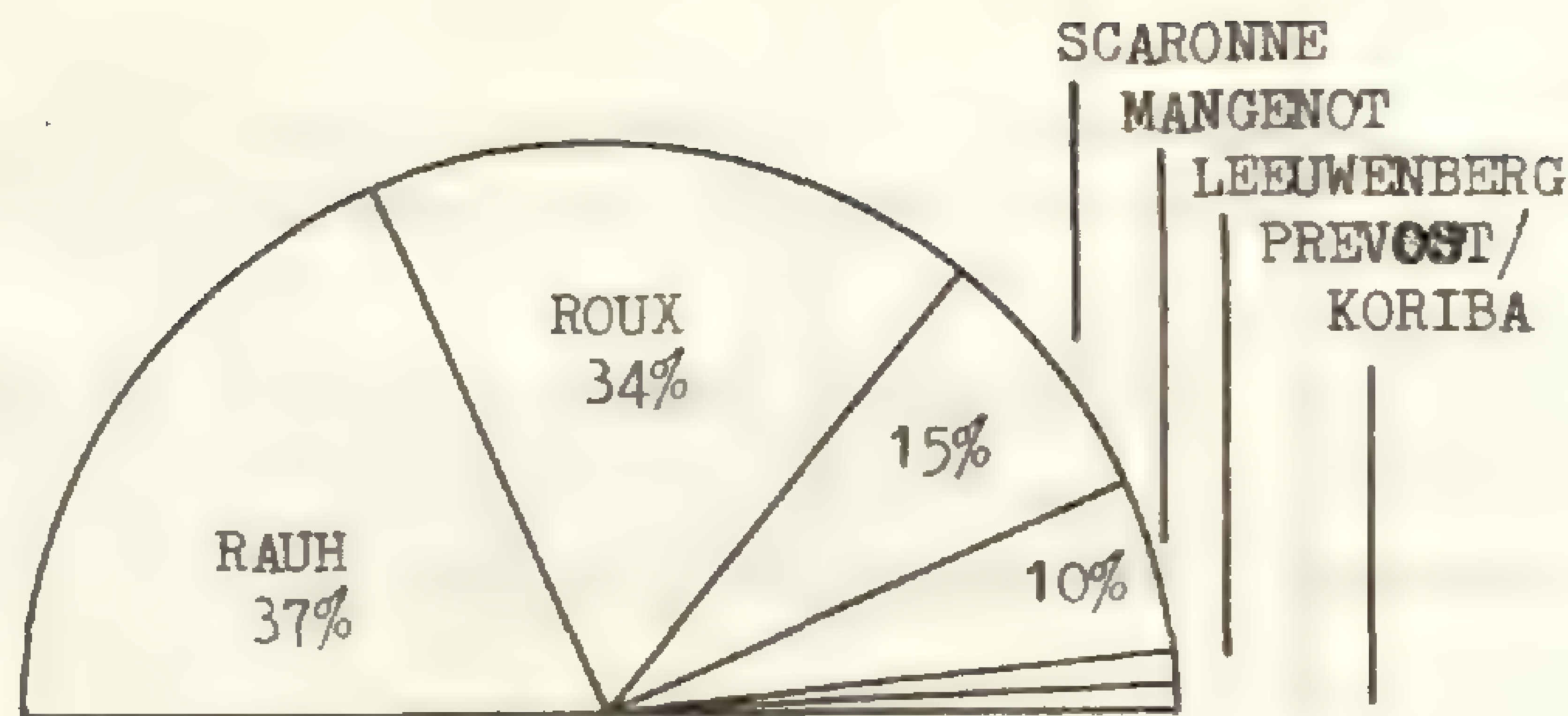
Espèce	Modèle	Effectif relatif	% par rapport aux 15 espèces Total par espèce	% par rapport aux 15 espèces Total par groupe
Cecropia obtusa Trécul	Rauh	20,4 %	24,2	
Cecropia sciadophylla Mart.		6,9 %	8,1	35,4 %
Loreya mespiloides Miq.		2,6 %	3,1	
Goupia glabra Aubl.	Roux	7,9 %	9,4	
Lætia procera (P. & E.) Eichl.		5,6 %	6,7	
Vismia guyanensis (Aubl.) Choisy		4,9 %	5,8	28,3 %
Xylopia nitida Dun.		3,0 %	3,6	
Miconia fragilis Naud.		1,5 %	1,8	
Vismia latifolia (Aubl.) Choisy		0,8 %	1,0	
Solanum subinerme Jacq.	Leeuwenberg	7,3 %	8,6	13,1 %
Solanum rugosum Dun.		3,8 %	4,5	
Isertia spiciformis DC.	Scaronne	5,3 %	6,2	12,1 %
Palicourea guyanensis Aubl.		4,9 %	5,9	
Vismia sessilifolia (Aubl.) DC.	Mangenot	7,4 %	8,8	
Solanum salviæfolium Lam.	Prévost-Koriba	2,0 %	2,4	
Divers (109 espèces)		15,6 %		

étudiée, notamment ceux de Chamberlain (*Talisia carinata* Radlk.), d'Aubréville (*Bellucia grossularioides* (L.) Triana), de Fagerlind (*Byrsonima densa* (Poir.) DC.), et de Troll (*Annona sericea* Dun. ; *Banara guyanensis* Aubl. ; *Inga spp.*), et il est probable qu'une étude architecturale détaillée de toutes les espèces permettrait de conclure à la présence de tous les modèles architecturaux.

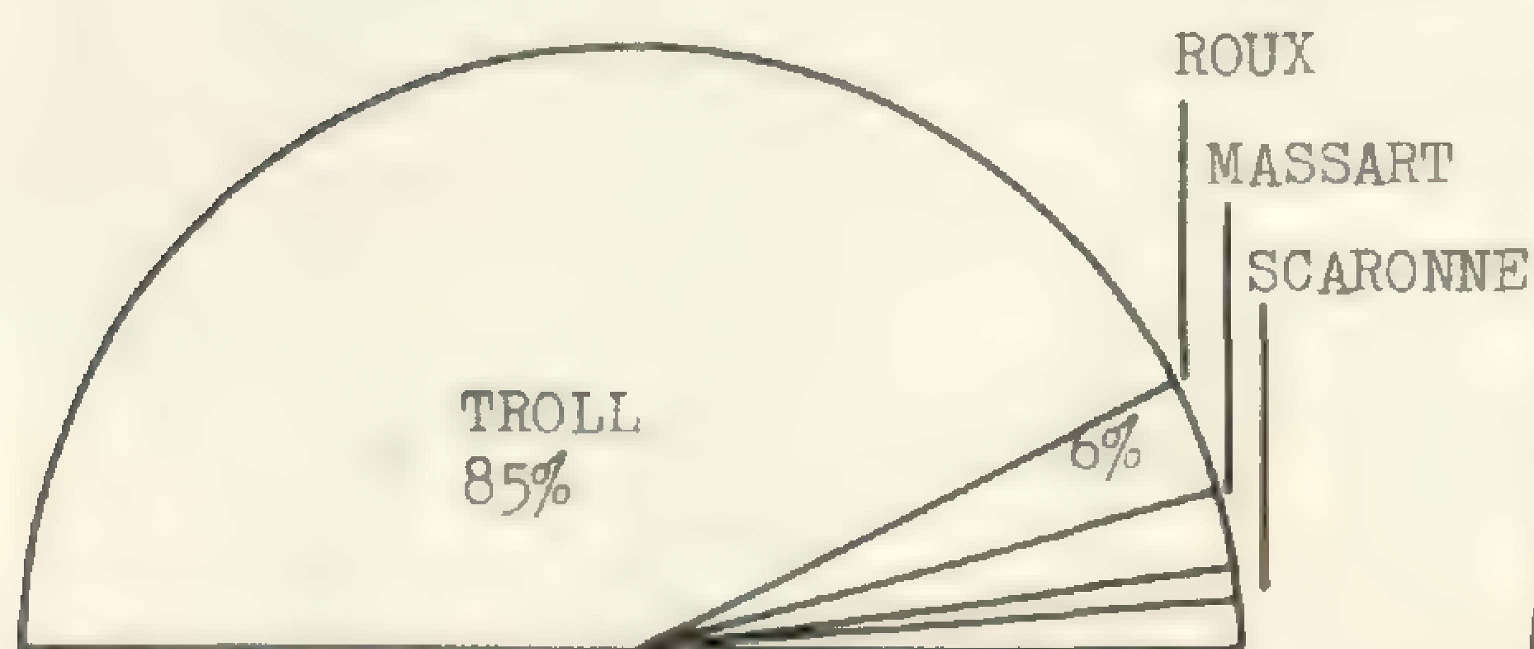
Le spectre architectural réel, établi à partir des quinze espèces les plus abondantes, est représenté sur la Pl. 2, *a*. Deux modèles dominent nettement, ceux de Rauh et de Roux, formant à eux seuls 64 % du spectre. L'importance du modèle de Leeuwenberg doit être rattachée à l'hétérogénéité de la régénération : l'analyse de la végétation pionnière sur cette parcelle révèle en effet l'existence d'une mosaïque de type de végétation contemporain (de Foresta, 1981), aux caractéristiques architecturales, structurales et floristiques diffé-



a) 2244 individus
Spectre établi sur 85%
de l'effectif total

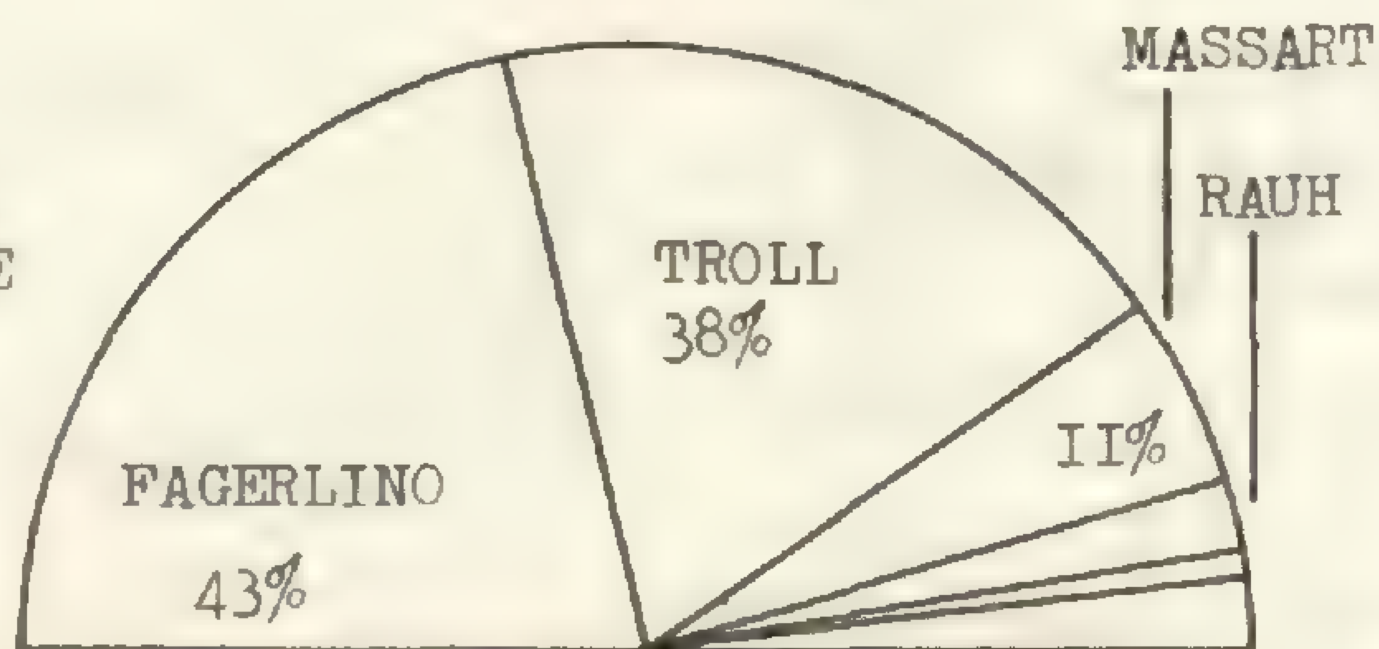


b) 1442 individus
Spectre établi sur 86%
de l'effectif total



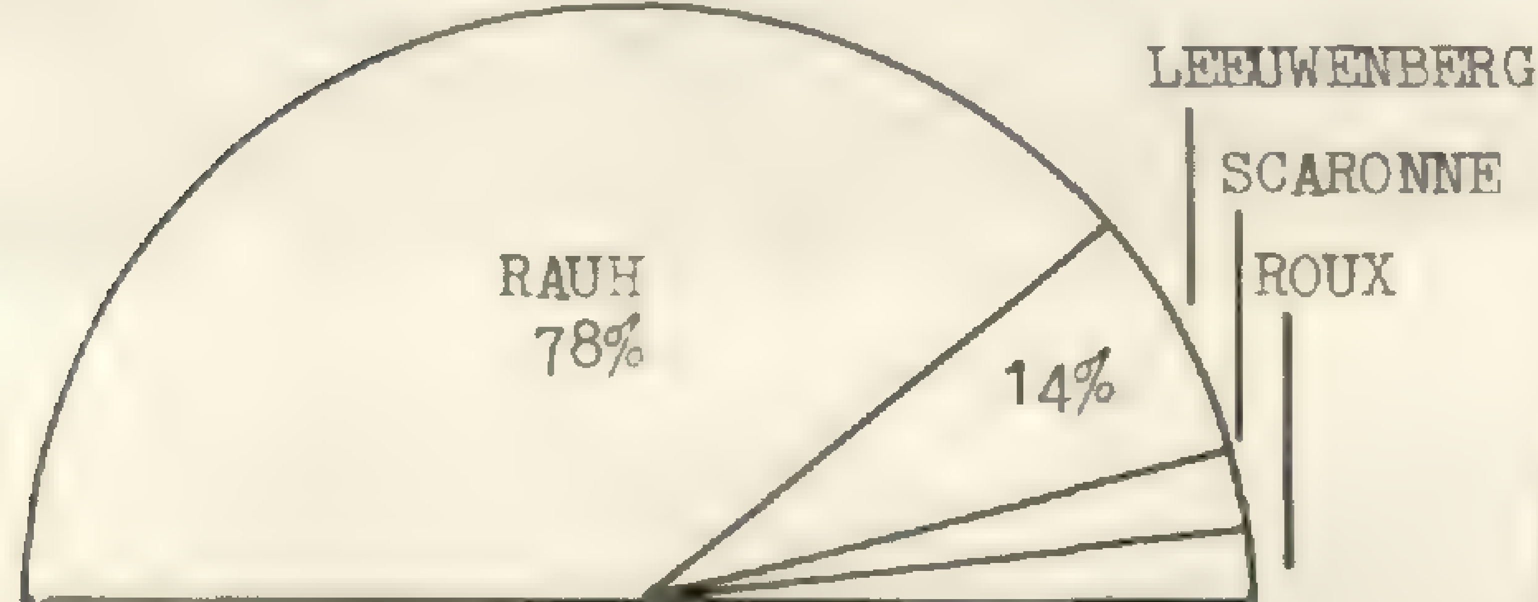
RAUH, LEEUWENBERG
FAGERLINO, AUBREVILLE

c) 8866 individus (D.B.H.> 20 cm)
Spectre établi sur 71,5% du
total

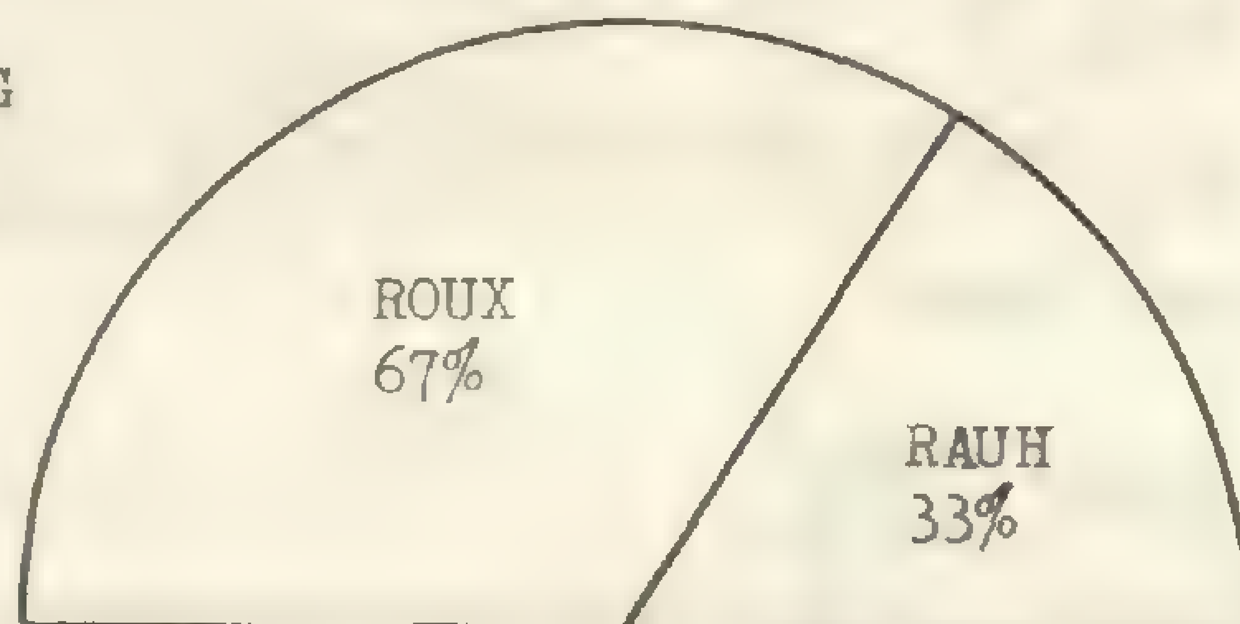


LEEUWENBERG, PREVOST,
SCARONNE

d) 1264 individus
Spectre établi sur 76% du total



e) Tai - Côte d'Ivoire
Végétation pionnière (2 ans)
400 m2 - 268 individus
Spectre établi sur 90% du
total (relevé : de NAMUR
1978)



f) Kalimantan - Indonésie
végétation pionnière (2 ans)
100 m2 - 62 individus
Spectre établi sur 64% du total
(relevé : HUC et ROSALINA,1981)

Pl. 2. — Exemples de spectres architecturaux réels : a, b, c, d, Guyane française, Piste de St Élie ; **a**, Arbocel, végétation pionnière (3,5 ans) ; **b**, *idem*, à l'exclusion des zones fortement brûlées ; **c**, forêt primaire, à l'exclusion du sous-bois (40,8 ha) ; **d**, forêt primaire, sous-bois inclus (2500 m²).

rentes. Or, le modèle de Leeuwenberg est réalisé ici exclusivement par 2 espèces de *Solanum*, installées en peuplements presque purs sur des zones fortement perturbées par le feu qui a traversé la parcelle un mois après la coupe. Le spectre établi en éliminant ces zones fortement brûlées (Pl. 2, *b*) reflète alors la distribution d'abondance des modèles au sein de la végétation pionnière non perturbée par le feu.

En forêt primaire voisine, les données floristiques de Lescure (1981), portant sur environ 40 ha, nous ont permis de dresser un spectre architectural réel, pour les arbres de

D.B.H. supérieur à 20 cm, c'est-à-dire en ne tenant pas compte du sous-bois (Pl. 2, *c*) ; ce spectre montre la dominance nette du modèle de TROLL, qui est représenté par un minimum de 61 % du total des arbres. Un autre spectre, établi à partir d'un inventaire complet effectué sur une surface de 2500 m² (LESCURE, PUIG, RIERA, comm. pers.), montre l'importance du modèle de FAGERLIND au sein du sous-bois de la même forêt (Pl. 2, *d*).

DISCUSSION

La réalisation d'un spectre architectural nécessite de disposer d'inventaires complets de la végétation, associés à la connaissance de l'architecture des espèces les plus abondantes ; les données bibliographiques concernant la végétation pionnière et la forêt tropicale humide sont le plus souvent incomplètes à ce point de vue. Néanmoins, deux études, celle de NAMUR (1978) en Côte d'Ivoire, et celle de HUC & ROSALINA (1981) à Kalimantan, permettent de suggérer une confirmation de l'importance des modèles de RAUH et de ROUX au sein de la végétation pionnière en forêt tropicale humide (Pl. 2, *e*, *f*).

Le succès du modèle de RAUH, déjà noté par plusieurs auteurs (ASHTON, 1978 ; HALLÉ & al., 1978 ; KAHN, 1978 ; DE CASTRO E SANTOS, 1980) dans le cas des espèces pionnières tropicales telles que *Cecropia*, *Musanga* ou *Macaranga*, pourrait être dû au remplacement rapide du méristème terminal s'il est détruit, par un méristème latéral aux caractéristiques équivalentes (HALLÉ & al., 1978). Un autre élément d'explication pourrait résider dans l'expression particulière du modèle chez ces espèces dont le développement se fait en deux temps : le premier consiste en l'élongation rapide d'un axe orthotrope unique relativement solide, le deuxième correspond à l'établissement d'une cime, par la mise en place des premières branches, cette deuxième phase paraissant coïncider avec le dégagement de l'axe initial au-dessus de la végétation environnante. On peut trouver ce type de développement chez des espèces pionnières de modèles différents, par exemple chez *Didymopanax morototoni* (Aubl.) Dun. & Planch. (modèle de LEEUWENBERG), ainsi que chez *Fagara pentandra* Aubl. et *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don. (modèle de SCARONNE).

L'ubiquité du modèle de ROUX, dont l'abondance a déjà été signalée, aussi bien en sous-bois (HALLÉ & al., 1978 ; TORQUEBIAU, 1981) qu'en végétation pionnière (HALLÉ & al., 1978), s'expliquerait par l'adaptation à une constance de climat, qu'il s'agisse du microclimat des strates inférieures forestières ou du macroclimat des zones ouvertes (HALLÉ & al., 1978). Nos observations en cours sur les espèces du modèle de ROUX nous permettent de suggérer qu'une des raisons principales du succès de ce modèle au sein de la végétation pionnière pourrait bien résider dans une capacité de réaction rapide aux traumatismes de l'axe orthotrope édificateur : toutes les espèces pionnières de ce modèle, étudiées actuellement, présentent, sur l'axe principal, des bourgeons axillaires proleptiques dont la principale utilité paraît être la régénération rapide d'un nouveau modèle en cas de traumatisme du méristème apical. La valeur adaptative de ce caractère est évidente dans une végétation pionnière où, d'une part, les traumatismes semblent fréquents — stress hydriques en saison sèche, action des phytophages... — et où, d'autre part, tout retard dans la croissance en hauteur risque d'être fatal, en raison d'une compétition intense pour la lumière. A titre d'exemple, dans une végétation de 2 ans, 80 % des individus de *Goupia glabra* Aubl., pionnier à vie longue, avaient déjà subi un ou plusieurs traumatismes apicaux, et réagi par l'intermédiaire de réitérations (DE FORESTA, 1981).

CONCLUSION

L'utilisation du concept de spectre architectural réel permet de dégager l'importance éventuelle de certains modèles au sein d'une communauté végétale. L'avantage de cet outil dans l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie nous semble résider, d'une part dans le fait qu'il se prête bien aux comparaisons — entre biotopes équivalents dans des zones géographiques différentes, aussi bien qu'entre biotopes différents à l'intérieur d'une même zone géographique — et d'autre part, dans sa relative objectivité, étant en effet fondé sur des données quantifiables.

La réalisation de spectres architecturaux dans différents milieux devrait fournir les éléments de base, nécessaires à la compréhension de la stratégie des différents modèles architecturaux.

BIBLIOGRAPHIE

Ashton, P. S., 1978. — *Grown characteristics of tropical trees, in* Tomlinson & Zimmerman : *Tropical trees as living systems* : 591-615.

Carles, J., 1948. — *Géographie botanique.* Presses Universitaires, Paris.

de Castro e Santos, A., 1980. — Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica* 12 (3) : 187-194.

de Foresta, H., 1981. — *Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide.* Arbocel — Guyane française. Thèse de 3e Cycle, U.S.T.L., Montpellier, 114 p.

Fournier, A., 1979. — Is architectural radiation adaptative ? D.E.A., U.S.T.L., Montpellier, 51 p.

Hallé, F. & Oldeman, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Masson ed., Paris, 178 p.

Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B., 1978. — *Tropical trees and Forests. An architectural analysis.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 441 p.

Huc, R. & Rosalina, V., 1981. — *Aspects of secondary forest succession in logged over lowland forest areas in East Kalimantan.* Biotrop T.F.R.I. 2 (2) Miméogr., 26 p.

Kahn, F., 1978. — Évolution structurale du peuplement de *Macaranga hurifolia. Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 13 (3) : 223-238.

Lescure, J. P., 1981. — La végétation et la flore dans la région de la piste de St-Élie. *Bull. ECEREX* nº 3 : 4-24.

de Namur, C., 1978. — Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 13 (3) : 211-221.

Oldeman, R. A. A., 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoire O.R.S.T.O.M.*, nº 73, Paris, 204 p.

Rollet, B., 1979. — Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale. *Oecol. Plant.* 14 (3) : 319-344.

Torquebiau, E., 1981. — *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique.* Thèse de 3e Cycle, U.S.T.L., Montpellier, 185 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, 1983,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 303-329.

Studies in the Malesian, Australian and Pacific *Ingeæ (Leguminosæ-Mimosoideæ)* : the genera *Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron* and *Serianthes*

(part I)

NIELSEN, I., GUINET, Ph. & BARETTA-KUIPERS, T.

Summary : The generic limits of the Malesian, Australian and Pacific *Ingeæ (Leguminosæ-Mimosoideæ)* are discussed. The diagnostic characters are evaluated. Three new genera, *Archidendropsis, Paraserianthes* and *Pararchidendron* are proposed. Keys to and enumerations of the species in the genera *Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron* and *Serianthes* are presented.

Résumé : Discussion sur la délimitation des genres de Malaisie, d'Australie et du Pacifique appartenant à la tribu des *Ingeæ (Leguminosæ-Mimosoideæ)*. Les caractères utilisés dans les diagnoses sont évalués. Trois nouveaux genres, *Archidendropsis, Paraserianthes* et *Pararchidendron* sont proposés. Des clés, ainsi que la liste des espèces dans les genres *Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron* et *Serianthes* sont présentées.

Ivan Nielsen, Botanical Institute, 68, Nordlandsvej, DK 8240 Risskov, Denmark.
Philippe Guinet, Laboratoire de Palynologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier Cedex, France.
Tine Baretta-Kuipers, Instituut voor systematische plantkunde, 2 Heidelberglaan, Postbus 80.102, 3508 TC. Utrecht, The Netherlands.

The present paper is a part of a total revision of all the Asian, Australian and Pacific *Ingeæ*. Earlier accounts on the genera *Archidendron* and *Albizia* from Mainland S.E. Asia have been published in Adansonia, ser. 2, 19 (1) : 3-37 (1979), 19 (2) : 199-229 (1979) with elaborate descriptions and illustrations in Flore du Cambodge du Laos et du Viêt-Nam 19 (1981) and in Flora of Thailand (in ed.). The New Caledonian species of *Archidendropsis* and *Serianthes* were treated in detail in " Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances " (NIELSEN, 1983). This paper covers the East Malesian, Australian and Pacific species of *Ingeæ* which are not referable to the two large genera *Archidendron* and *Albizia*. It is thus a precursor for " Flora Malesiana ". Tine BARETTA-KUIPERS is responsible for the wood-anatomical data, Philippe GUINET for the palynological data, Ivan NIELSEN for the

chapters on history, morphology, geography, the keys and the taxonomic section. The chapter with the discussion has been written in common.

In this first part of the paper descriptions of the new taxa are given and the new combinations are proposed in order to avoid *nomina nuda* in the key. Keys, descriptions, synonymy, typification, distribution and ecology of the species will be published in the two forthcoming fascicles of the present journal (Bulletin du Muséum de Paris, Section B, Adansonia). The New Caledonian taxa, which have been dealt with in detail in Flore de la Nouvelle-Calédonie, vol. 12 (1983), are only enumerated in the present treatment.

In connection with the Kew Conference on Legumes we discussed the need for a reassessment of the genera of *Ingeæ* on world basis. Nielsen (1981*a*) is a summary of the history of the treatment of the group and presents tentatively a new classification. Considering the number of species and the amount of material to be investigated (*ca.* 17 genera with 950-1000 species) we felt it better to start with regional revisions of the group according to the frame-work presented in Nielsen (1981 *a*). In this work 9 genera were recognized from this region. Three of those were enumerated by the letters A, B and C. In this paper they are treated as *Paraserianthes*, *Archidendropsis* and *Pararchidendron* respectively. They have a mainly E. Malesian, Australian and Pacific distribution and are related to the genera *Serianthes* and *Wallaceodendron* and more remotely to *Archidendron*. *Archidendron* which has *ca.* 100 species was revised by de Wit (1942, 1952) and Mohlenbrock (1963 *a*, *b* ; 1966) (as *Pithecellobium* sect. *Archidendron*) for the E. Malesian and the Australian area. Kostermans (1954 *a*, *b* ; 1956 ; 1960 ; 1966) has dealt with the species of mainland Asia and the mainly W. Malesian area which was formerly included in the genus *Pithecellobium*. *Serianthes* was revised by Fosberg (1960) and Kanis (1980) (Malesian species). The only groups, which have not been revised within the last 30 years are *Albizia* subg. *Albizia* in the *Malesian-Australian* area and most of the species of *Archidendropsis* which have their main occurrence in New Caledonia.

MORPHOLOGY (table 1).

Seedlings

Duke & Polhill (1981) reviewed our present knowledge of the seedlings of the *Leguminosæ*. Burger Hzn. (1972) described the seedlings of *Paraserianthes lophantha* and *P. falcataria*. A few additional samples have been available in the present study. In all the species studied the germination is epigeous, the fleshy, green cotyledons being early caducous. In the genera *Archidendropsis* and *Albizia* and in *Paraserianthes lophantha* the first leaf is pinnate, the second and the following ones are bipinnate with an increasing number of pinnæ and leaflets. All the leaves except the cotyledons are alternate. This type, called type 1 in the present paper, is shown in Pl. 1, *1-3*.

In *Serianthes*, *Paraserianthes p.p.*, the germination is epigeal and the two first foliar leaves are opposite and bipinnate, the succeeding ones are alternate. In *Serianthes* the first leaves have opposite leaflets but after leaf no. *ca.* 10 they start getting alternate as in the mature plant. This type, called type 2 in the present paper, is shown in Pl. 1, *4*.



Pl. 1. — Seedling types : **1**, **Archidendropsis paivana** subsp. **tenuispica** ; note the large cotyledon in front of seedling, cotyledons placed just above the ground (*MacKee 37868*, AAU) ; **2**, **A. macradenia** : germination truly epigeal (*MacKee 38444*, AAU) ; **3**, **Paraserianthes lophantha** subsp. **lophantha** (Cult., AAU) ; **4**, **Serianthes sachetæ**, epigeal germination, arrow pointing at scars after the cotyledons (*MacKee 37649*, AAU).

In *Archidendron* only few species have been studied (Burger Hzn., 1972 ; de Vogel, 1980). The germination is hypogeal, the leaves are twice pinnate and alternate. (*A. jiringa* and *A. ellipticum* studied).

Admittedly the data are few but the morphology of the seedlings seems to indicate a relative advanced position of *Serianthes*, *Paraserianthes p.p.* and *Archidendron* in relation to the genera *Albizia* and *Archidendropsis*, which has a 1-pinnate leaf as the first foliar leaf.

TABLE 1 : Distribution of morphological characters important at the generic level in the Pacific, Australian, Central and E. Malesian *Ingeæ*.

GENUS and SPECIES / CHARACTER	Seedling type	Position of leaflets	Inflorescence-type	Basic unit of inflorescence	Pod ornithochorous	Pod dehiscent	Type of seed-coat	Remarks and additional characters
ARCHIDENDROPSIS					+		2	Pods usually membranaceous and thin, seeds usually winged. Germination epigeal.
1. *A. basaltica*	?	o	s	gl.	—			
2. *A. thozetiana*	?	o	s	gl.	—			
3. *A. xanthoxylon*	?	o	c	gl.	—			
4. *A. oblonga*	?	o	s	r	—			
5. *A. spicata*	?	o	s	s	—			
6. *A. sepikensis*	?	o	c	r	—			
7. *A. paivana*	1	o	s(c)	s, r	—			Seeds overgrown, brown.
8. *A. fulgens*	?	o	s	s	—			
9. *A. glandulosa*	?	o	s	s(r)	—			
10. *A. granulosa*	?	a	s	s	—			
11. *A. lentiscifolia*	?	o	s	s	—	?	?	
12. *A. macradenia*	1	o	s	s	—			
13. *A. streptocarpa*	1	o	s	s	—			
14. *A. fournieri*	?	o	c	gl.	—			
WALLACEODENDRON	?	o	s	r	—	(+)	1	Pods woody, tardily dehiscent, endocarp forming envelopes.
PARASERIANTHES						+	1	Pods chartaceous, dehiscent.
1. *P. lophantha*	1	o	s	r	—			Germination epigeal.
2. *P. pullenii*	?	o	c	s	—	?	?	
3. *P. toona*	?	o	c	s	—			
4. *P. falcataria*	2	o	c	s	—			Pod with a narrow wing.
PARARCHIDENDRON	?	a	s	co.	+	+	1	

TABLE 1 (Contd.)

CHARACTER GENUS and SPECIES	Seedling type	Position of leaflets	Inflorescence-type	Basic unit of inflorescence	Pod ornithochorous	Pod dehiscent	Type of seed-coat	Remarks and additional characters
SERIANTHES					—		1	Germination epigeal.
1. *S. minahassæ*	?	a	c	s		(+)—		
2. *S. grandiflora*	?	a	c	r		—		
3. *S. robinsonii*	?	a	c	r				
4. *S. hooglandii*	?	a	c	r		—		
5. *S. kanehiræ*	?	a	c	r		—		
6. *S. nelsonii*	?	a	c	gl.		—		
7. *S. ebudarum*	?	a	c	gl.		—		
8. *S. tenuiflora*	?	a	c	gl.		?	?	
9. *S. melanesica*	?	a	c	gl.		—		
10. *S. rurutensis*	?	a	c	gl.		—		
11. *S. myriadenia*	?	a	c	gl.		—		
12. *S. petitiana*	?	a	c	gl.		?	?	
13. *S. calycina*	2	a	c	gl.		—		
14. *S. sachetæ*	2	a	c	gl.		—		
15. *S. lifouensis*	?	a	c	gl.		—		
16. *S. germainii*	?	a	c	gl.		—		
17. *S. margaretæ*	2	a	c	gl.		—		
ARCHIDENDRON	2	o(a)	c, s	all !	+(—)	+	2	Germination hypogeal (3 species known).
ALBIZIA	1	o	c	gl. cor. umb.	—	+(—)	1	Flowers heteromorphic. Germination epigeal.

Seedling type : 1 = first foliar leaf once-pinnate ; 2 = first foliar leaf twice-pinnate.
Position of leaflets : alternate = a ; opposite = o.
Inflorescence-type : simple = s ; compound = c.
Basic unit of inflorescence : raceme = r ; spike = s ; corymb = co ; glomerule = gl.
Pod ornithochorous, i.e. pod reddish inside with dark, contrasting seeds.
Type of testa of the seeds : with pleurogram and « light line » = 1 ; without pleurogram and « light line » = 2.
? = character unknown.

Leaves and stipules

The stipules are visible in the seedling stage, but usually inconspicuous and early caducous in the mature plant. In a few species of *Archidendropsis* (*A. basaltica* and *A. thozetiana*) the stipules are small, hard and persisting ; in *A. fournieri* they are large and auriculate and persisting for a rather long time.

The leaflets are opposite or alternate. *Pararchidendron* and *Serianthes* are characterized by the alternate leaflets while *Albizia*, *Archidendropsis* (except *A. granulosa*), *Paraserianthes* and *Archidendron* (except *A. lucidum* and *A. muelleranum*) have opposite leaflets.

Inflorescence and flowers

Elongate inflorescence-units as racemes and spikes are the most common type in this group of genera. In the genera *Archidendropsis* and *Serianthes* abbreviation of the axis can be seen. In *Archidendropsis* the inflorescence-unit is a raceme or a spike in most of the species, but a reduction to pedunculate heads are seen in *A. fournieri* from New Caledonia and in *A. basaltica*, *A. thozetiana* and *A. xanthoxylon* from Australia. *Serianthes* subg. *Minahassæ* and sect. *Serianthes* have spikes and racemes as inflorescence-units respectively and subg. *Calycina* has pedunculate, few-flowered glomerules. The evolution in inflorescence-structure in these genera thus corresponds to that seen in *Archidendron*, where several New Guinean species as *A. aruense* has prolonged inflorescence-units (racemes) and *Archidendron* ser. *Clypeariæ* has species with pedunculate heads or corymbs arranged in panicles. None of the genera in this treatment has cauliflory although *Archidendropsis paivana* might have the racemes placed below the leaves at the leaf scars.

The flowers are nearly always subtended by bracts, which in the genus *Serianthes* and in *Paraserianthes falcataria* are large and concave. The flowers are uniform opposed to those of *Albizia*. They are mostly of a white or creamish colour. More vivid colours are encountered in the New Caledonian and Pacific species of *Serianthes* and *Archidendropsis paivana*, which have bright red outer part of the stamens.

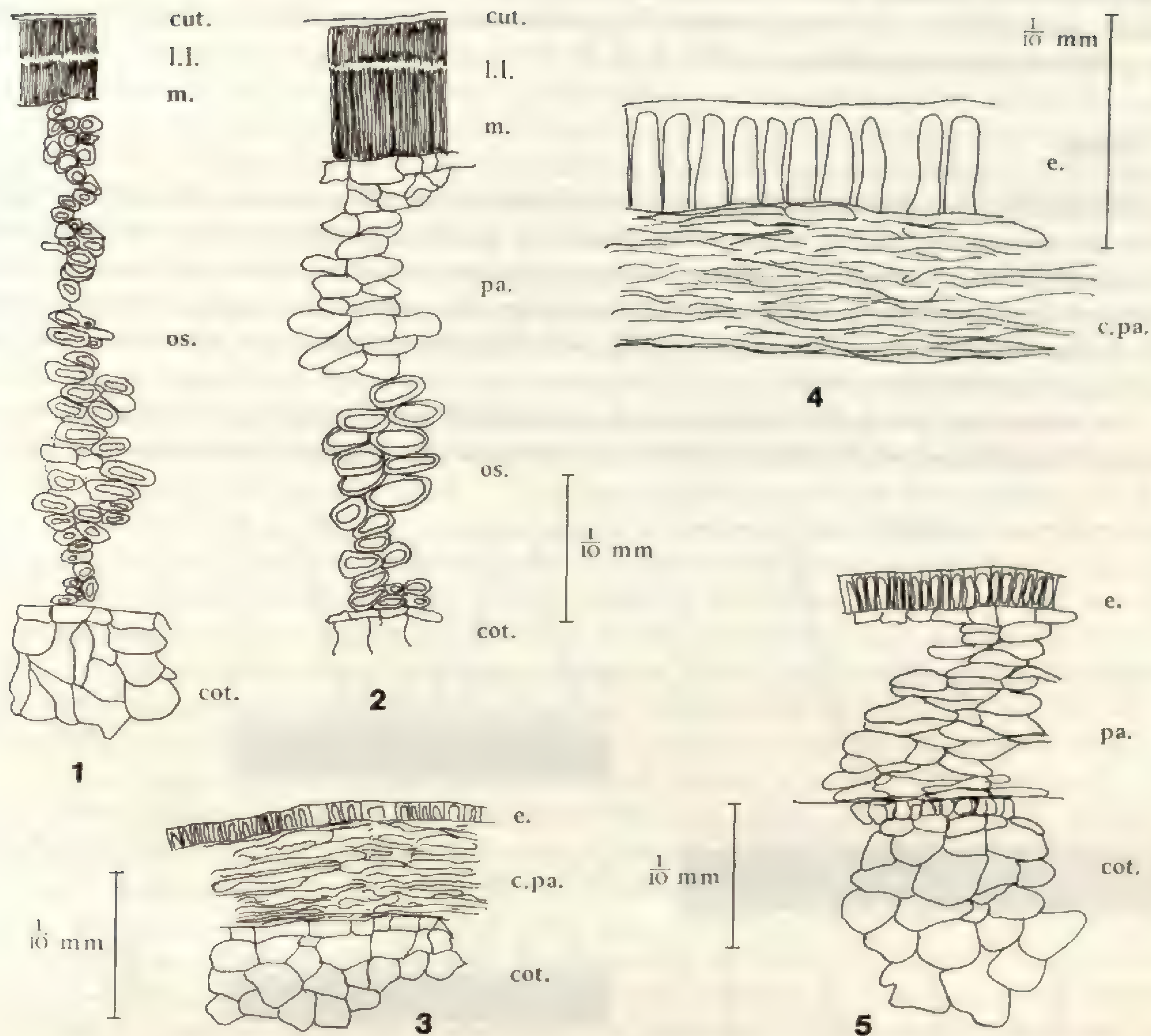
Pluricarpelly which is common in the New Guinean species of *Archidendron* has been observed in *Archidendropsis oblonga* and *Serianthes petitiana*.

Pods

The morphology of the pods is very variable. The consistence varies from thinly chartaceous (dehiscent) to woody (and indehiscent). A most peculiar pod is found in *Wallaceodendron*, where the endocarp forms a papery envelope around each seed, the envelope being the unit of dispersal. The epicarp (= exo + mesocarp) of the pods varies from chartaceous to woody, the endocarp is membranaceous to chartaceous. In *Pararchidendron* the pods remind of those of *Archidendron*. They are spirally contorted, dehiscent, yellowish outside and bright reddish-orange within.

Seeds

The seeds furnish some of the main generic characters. *Archidendropsis* usually has flattened seeds with a thin exotesta without areole. The outer layer is very thin, the protective element being an outer tier of slightly thickened palissade cells. In mature condition this layer often flakes and is membranaceous a fact that is due to the compression and degeneration of the inner layers of the integument (Pl. 2, *3*, *4*). This type of seed is most often winged, the endosperm is absent and it has no dormancy. It thus depends on a rapid



Pl. 2. — Transverse sections of seed-coats and outer part of cotyledons : 1, **Serianthes calycina** (*MacKee 38981*, AAU) ; 2, **Pararchidendron pruinosum** (s. coll. *s.n.*, Java, BO) ; 3, **Archidendropsis macradenia** (*MacKee 38444*, AAU) ; 4, **Archidendropsis paivana** subsp. **tenuispica** (*MacKee 37868*, AAU) ; 5, **Archidendron hispidum** (*NGF 28649*, LAE). e. = epiderm or « palissade » layer ; c.pa. = crushed parenchyma ; cut. = cuticle ; cot. = cotyledon ; l.l. = light-line or linea lucida ; m = malpighian cells ; os. = osteoschlereids.

germination. The *Archidendropsis* seed is to be regarded as a specialized *Archidendron* seed as *Archidendron* seeds have the same wall structure (cf. Corner, 1976 : vol. II, *fig. 319*, and Pl. 2, *5*). As the palissade cells are rather low and only slightly thickened no " light-line " (cf. Gunn, 1980 ; Cavanagh, 1981) is observed in transsection.

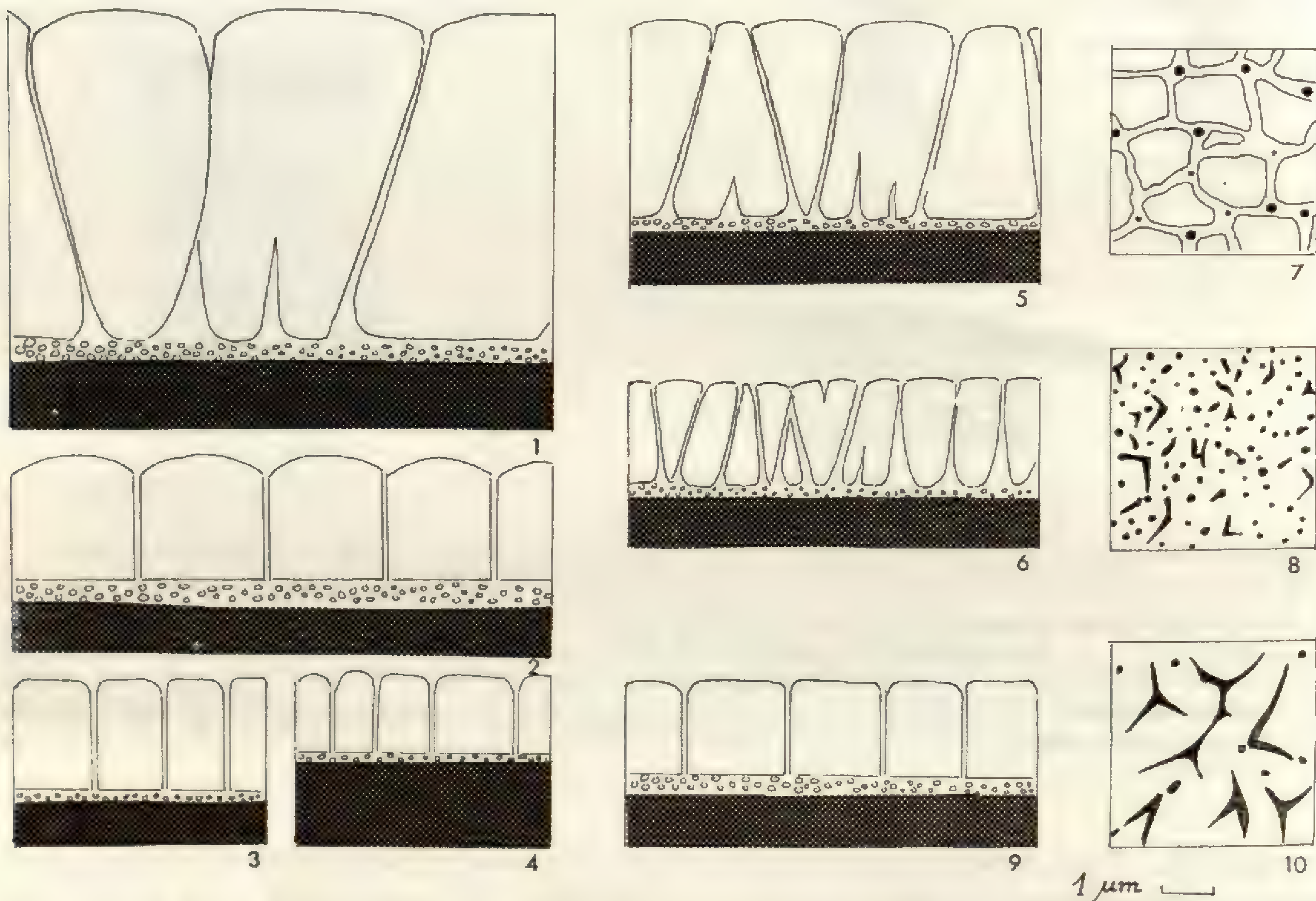
The genera *Serianthes*, *Paraserianthes*, *Wallaceodendron* and *Pararchidendron* have seeds with a thick, crustaceous exotesta with pleurogram. The epiderm of these seeds is specialized as malpighian cells, which are extremely thickwalled and furnished with a " light-line ". Moreover a larger part or all the parenchyma of the integuments has thick-

walled cells too forming the osteosclereid layer (cf. CAVANAGH, 1981). These seeds have delayed germination. In one instance the germination is provoked by heat from forest fires : *Paraserianthes lophanta.* — (Pl. 2, *1*, *2*).

Pollen

Within the five genera studied here as well as in the related genus *Archidendron*, the pollen characters are, on the whole, very close. A highly symmetric polyad with an areolate tectal surface, a very thin granular layer under the tectum are the most common characters whose occurrence is the general rule in the greater part of the *Ingeæ*, with the exception of the artificial genus *Calliandra*. The pollen characters used are therefore very fine details and quantitative data.

An interesting fact is the occurrence of a particular tectal structure, present in several genera (*Pararchidendron*, *Wallaceodendron*) or restricted to subgeneric categories (*Serianthes*,



Pl. 3. — Interpretation of the exine structure (from observations in LM) : **1, Serianthes petitiana** ; exine structure on central cells ; note non-isometric channels with a non-radial orientation ; **2, Serianthes minahassæ** ; central cells ; isometric channels, regularly radially oriented ; **3, 4, Pararchidendron pruinosum** ; isometric parallel channels ; 3 : central cells ; 4 : peripheral cells, with a very thick nexine ; **5-8** : **Archidendron aruense** ; 5 : central cells ; 6 : peripheral cells ; 7 : ornamentation on central cells ; 8 : *id.* on peripheral cells ; **9, Archidendropsis basaltica** ; peripheral cells ; exine structure like in **Pararchidendron**, but exine much thinner ; **10, Paraserianthes toona** ; central cells ; fossulate (" cracked ") tectal surface.

except sect. *Minahassæ*), completely absent in others (*Paraserianthes, Archidendropsis* subg. *Basaltica*). Such a structure, characterized by non-isometric very numerous channels not radially oriented across the tectum (Pl. 3, *1, 5*) is the most frequent within the genera dealt with here (as well as in the genus *Archidendron*) but the less frequent within the whole *Ingeæ*. It has a restricted and variable taxonomic value because of infrageneric inconstancy in some cases. Unspecialized tectal structure (i.e. isometric parallel channels) is frequently linked with the occurrence of a comparatively lower density of the channels (*Paraserianthes, Serianthes* (few), *Archidendropsis* subg. *Basaltica*.)

In several genera a variation in the number of cells per polyad has been noticed and interpretated as either a reduction (12-celled polyads) or an increase (20, 32-celled polyads) of the cell number, from the generalized 16-celled type found in the whole *Ingeæ*. This characteristic seems not fixed here and variation in the number of cells within a single species (within a single stamen in *Archidendropsis lentiscifolia*) is not a rare event.

Fine details of the tectal ornamentation are very variable within each genus but frequently typical at the specific level. The most frequent types are the areolate (Pl. 3, *7*) and the fossulate (Pl. 3, *10*) ones. These are very closely related, judged from their distribution within the taxonomic categories as well as their simultaneous occurrence in the same polyad, on separate cells (Pl. 3, *7, 8*). The outline of the areoles is, on the whole, constant within a species, providing they are observed on the cells occupying a similar position in a polyad. However, the variation of this character is very high in the genus *Serianthes* : here, almost each island appears to have its own variant type of outline in the areoles.

A very useful character when the aim is generic delimitation is the comparative thickness of the exine layers (sexine/nexine ratio) because it proves, in some cases, constant. The genus *Pararchidendron* can thus be separated from the others (as well as from *Archidendron*) by the considerable relative thickness of the nexine *on peripheral cells* (cf. Pl. 3, *4*). The genus *Paraserianthes* is separable from *Pararchidendron*, which it ressembles by a thick nexine, by the sexine/nexine ratio (the two main layers are of nearly equal thickness). The total thickness of the exine is also an interesting variable, extreme values apparently indicative of deviation from a common stock. No relationships have been detected between this thickness and the external environment (cf. Saville, 1976) : many rain-forest taxa have an exine of a considerable thickness (*Archidendron, Wallaceodendron, Serianthes*) and if a thick tectum has a protective function, it must be here against rain.

The mode of pollination is practically unknown in the genera treated here. Bees have been observed as visitors by Mackee (notes on herbarium sheet) for *Archidendropsis fulgens* and *A. paivana* (fragrant flowers). At anthesis, the pollen is freely exposed at the bottom of each (dorsifixed) stamen, and bright brown or even red (*Serianthes spp.*), as observed on herbarium specimens.

Table 2-4 and Pl. 4. — **Pollen data, comments and legend for the generic analysis.**

Within each genus the sequence of species is based on : polyad size, structure and thickness of the tectum; these characters are subordinated to the infrageneric subdivisions as far as possible. Polyad size and thickness of the tectum are based on at least 25 measurements, the range in size of the largest diameter of the polyads is indicated by the length of the horizontal bar, the arithmetric mean is marked by a transverse bar. At the upper end of the transverse bars the mean thickness of the tectum is indicated (the figures represent practically the thickness of the sexine as the granular layer is extremely reduced everywhere). Two types of structure of the tectum are recognised.

TABLE 2

ARCHIDENDROPSIS

50 60 70 80 90 100 110 120 130 140 150 160 170 μm

streptocarpa 3.5
spicata 3
paivana (16+32) 3 4 ssp. paivana
fulgens 3.5
oblonga 3.5
lentiscifolia (16+32) 3.5
fournieri var. auriculata 2.5
macradenia 3
sepikensis 3 deBruyn 106
glandulosa 3
granulosa 3
thozetiana 1.8
basaltica 1.8

subgen. ARCHIDENDROPSIS
subgen. BASALTICA

WALLACEODENDRON 4.5

TABLE 3

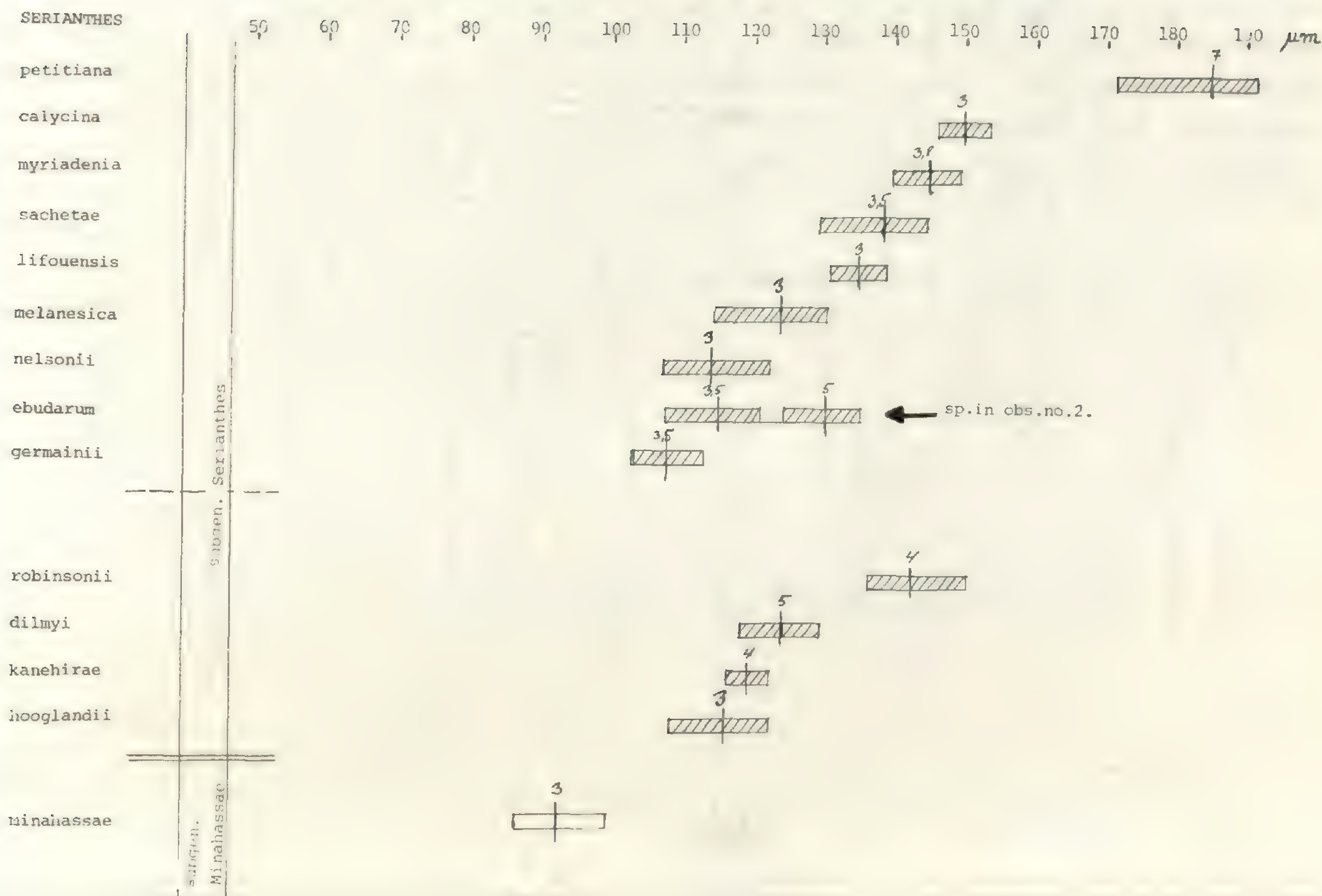
PARASERIANTHES

50 60 70 80 90 100 110 120 130 140 150 160 170 180 190 μm

toona (16 + 20) 2
falcataria 2
pullenii 2
lophantha 2

PARARCHIDENDRON 3

TABLE 4



Addendum : Read *grandiflora* in place of *dilmyi.*

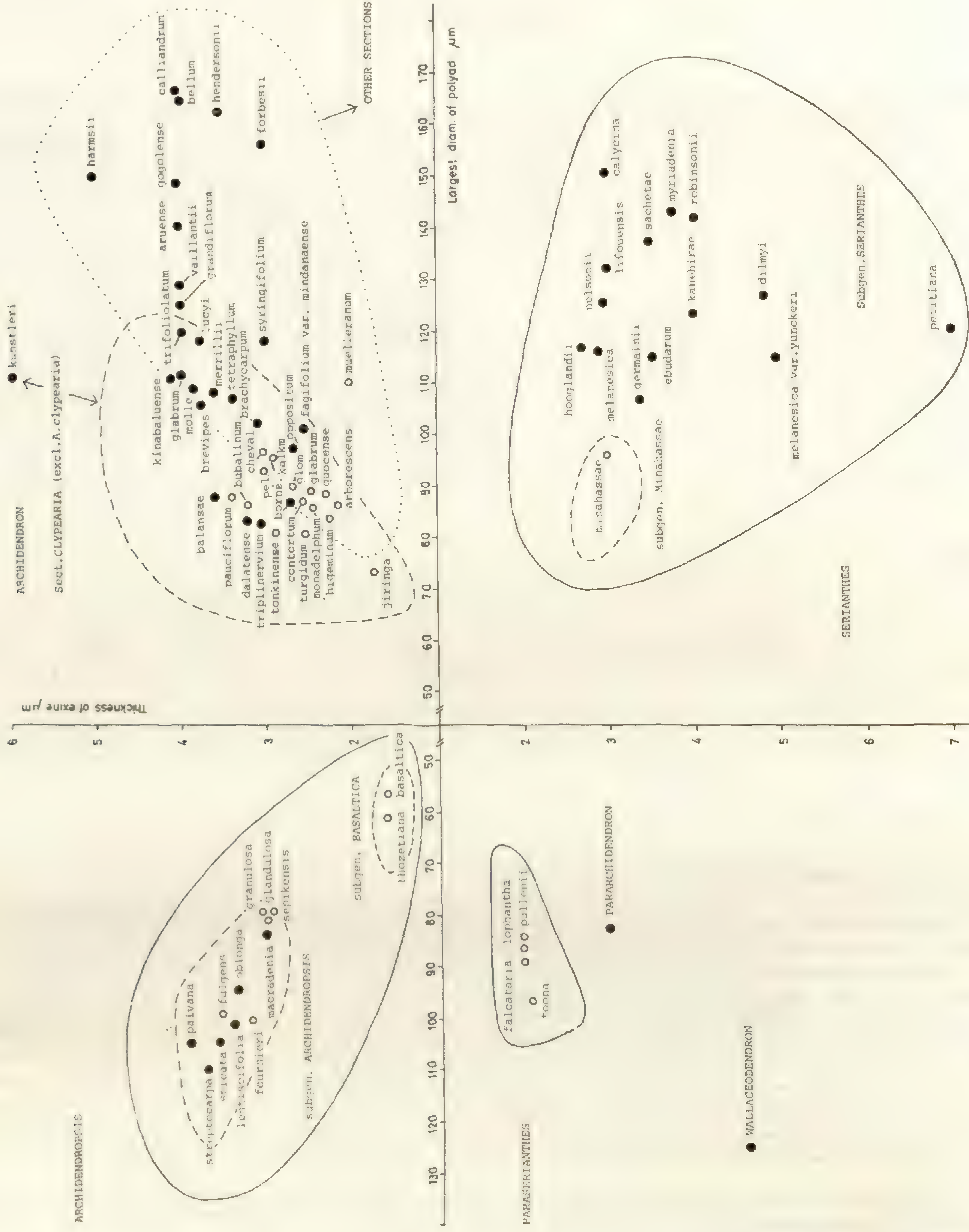
1. Tectum entirely crossed by isometric channels (pits) the most frequently observed character within the *Ingeæ.* Species with this structure have open bars and open dots.

2. Tectum crossed by non-isometric channels i.e. channels of a larger diameter near the internal side of the tectum. The channels most often not radially oriented i.e. crossing the tectum obliquely (the surface exit and the " bottom " exit of the channels not superposable at L.M.-analyses). Species with this structure have crosshatched bars or solid dots.

The choice of these characters is due to the observation, that they depict the infrageneric variation. Other pollen characters such as occurrence of costæ, sexine/nexine ratio, density of channels, heteromorphism are certainly equally important and sometimes more significant at a higher level. But they cannot be used inside the genera either because they are of constant occurrence or absent or because their variability is too high. A practical reason for the choice is that it allows a ready comparison between modern and fossil data.

The differences in tectal structure was used by GUINET (1969) to suggest affinities between the genera *Archidendron*, *Wallaceodendron* and *Serianthes.* However, they are not always clear-cut. *Archidendron clypearia*, a very variable species in other aspects too, has both structural variants.

Other important pollen-characters are noted in the generic descriptions.



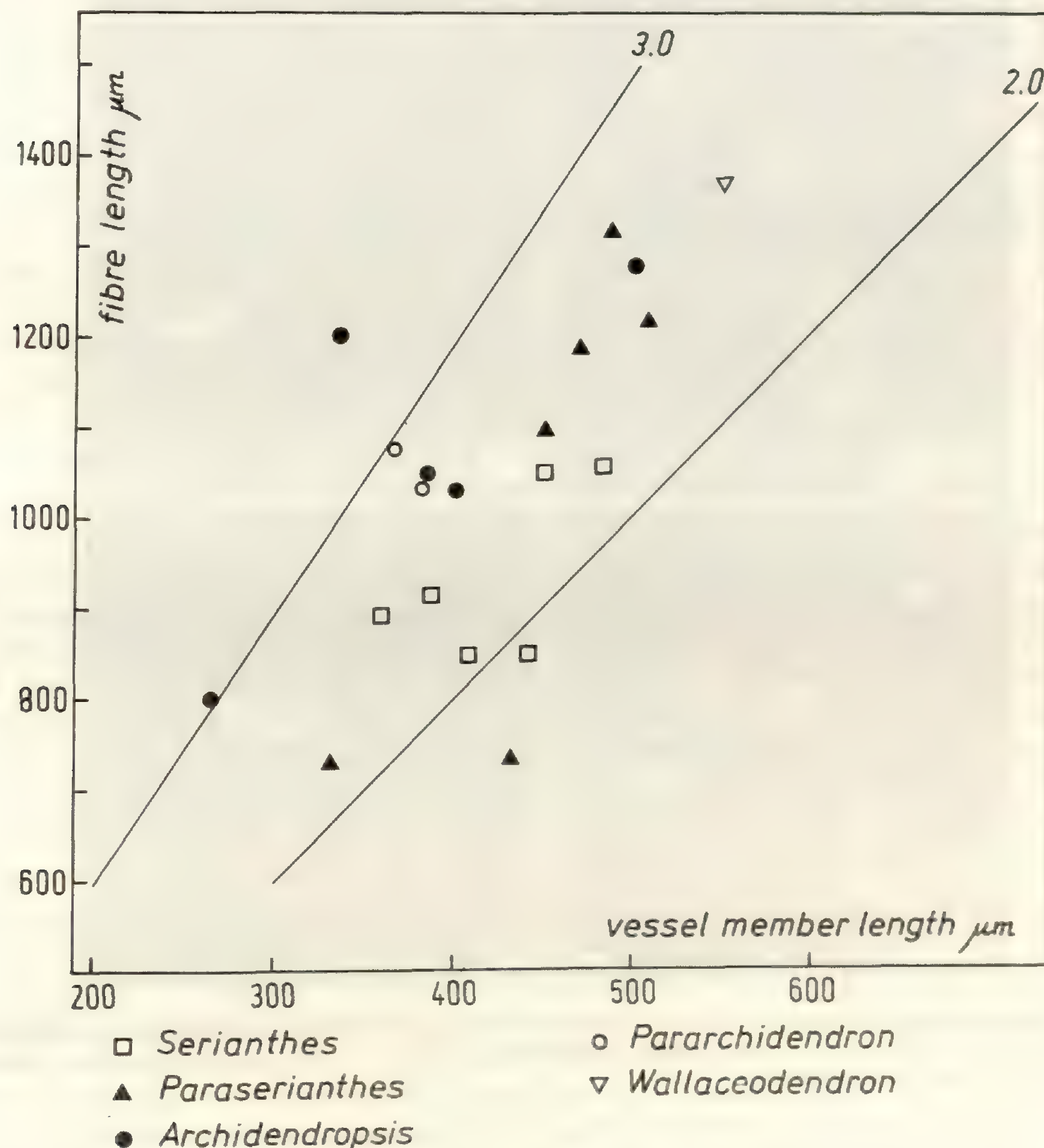
Pl. 4. — A few representatives of the genus **Archidendron** are included in order to show the array of the pollen characters. More comprehensive data will be published in the next paper on *Archidendron*.

Addendum : Read *grandiflora* in place of *dilmyi*.

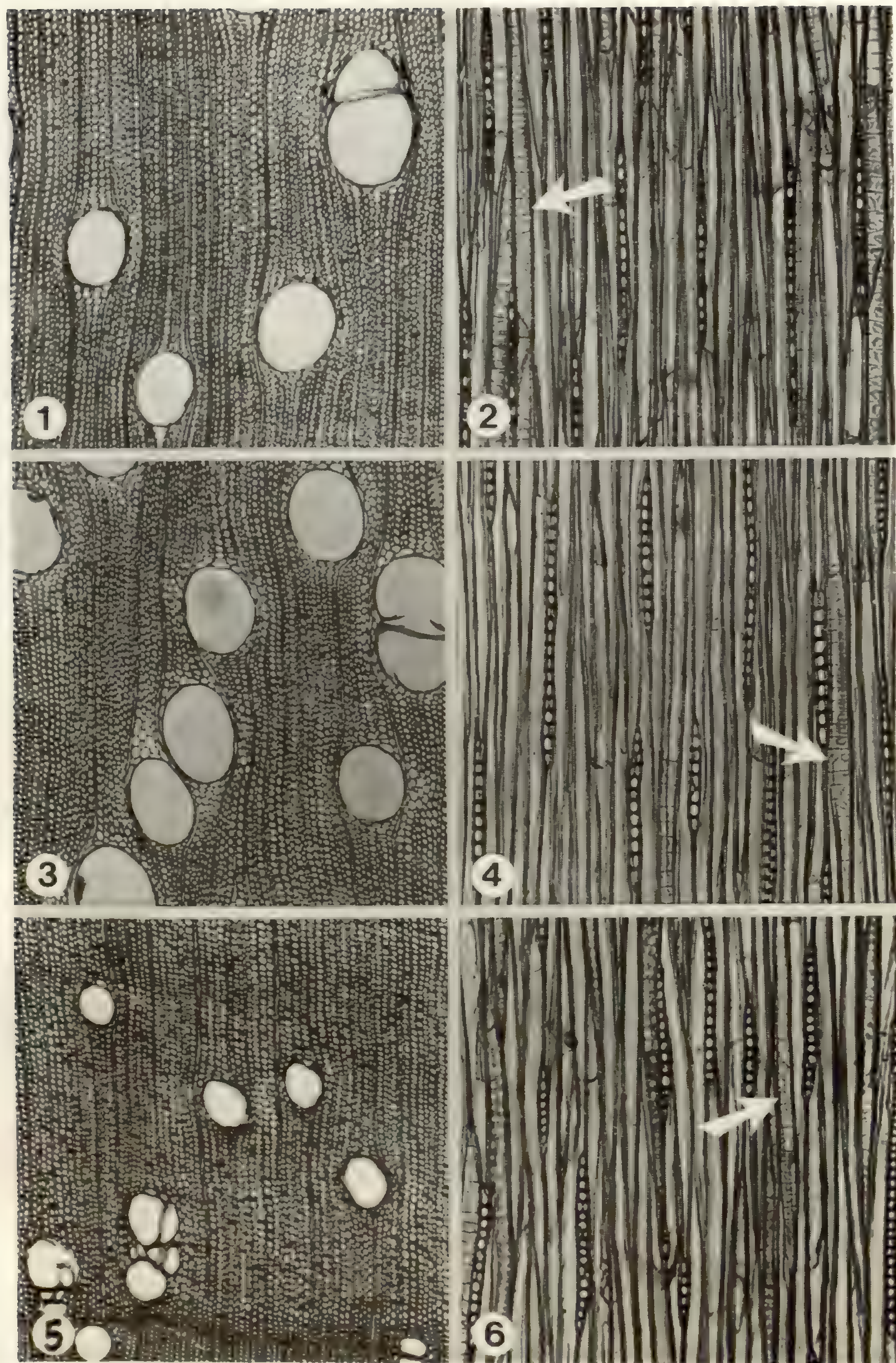
WOOD STRUCTURE

The wood, like in all *Ingeæ*, is characterised by short to medium length vessel members (250-600 μm), that usually are of medium width (100-200 μm), with simple perforations and vestured intervascular pits. The vessel arrangement is partly solitary and partly in small radial rows and a few irregular groups. The five genera treated here, have very low (usually well under 400 μm) uniseriate or partly biseriate rays. All *Archidendron* species, however, have strictly uniseriate rays. As in all *Mimosoideæ* the ray cells are exclusively procumbent.

The wood of all genera treated here has a light yellowish colour, (golden brown in *Wallaceodendron*) and in most species the density is very low, due to the thin walled fibres.



Pl. 5. — Fibre/Vessel length ratio.



Pl. 6. — **1**, **Paraserianthes falcataria**, transv. × 36 ; **2**, *id.*, tang. × 90 ; **3**, **Archidendropsis oblonga**, transv. × 36 ; **4**, *id.*, tang. × 90 ; **5**, **Serianthes grandiflora**, transv. × 36 ; **6**, *id.* tang. × 90. Arrow : note (partly) biseriate crystal fibre.

This is in particular the case in *Paraserianthes falcataria*, one of the fastest growing trees in the world and for this reason cultivated on a large scale (Tropical Legumes : Resources for the Future, 1979).

The names of the genera : *Paraserianthes*, *Archidendropsis* and *Pararchidendron*, already give an indication that they are not far removed from the original genera and from the wood anatomy as well, it is clear that this is a closely related group of species. The wood structure of *Paraserianthes* for instance, is difficult to distinguish from that of *Serianthes*, which applies in particular to *P. falcataria* : it can hardly be distinguished from that of *Serianthes minahassæ.* The anatomy of some species of *Archidendropsis* is very similar to that of *Paraserianthes* and *Serianthes* (for instance *A. oblongum*) and partly has a distinct likeness to that of *Archidendron* (*A. granulosa*). *Pararchidendron* fits very well into *Archidendron* : wood anatomically it is about intermediate between section *Clypearia* and the other sections of *Archidendron*. *Serianthes* and *Wallaceodendron* also, are very alike in wood structure. Typical for all species in all genera, except in *Pararchidendron*, is the occurrence of crystal bearing chambered fibres, containing small, somewhat flattened rhombic crystals in chambers that can be doubled, so resulting in a partly biseriate crystal fibre. I have seen this kind of crystal bearing fibre nowhere else in the *Leguminosæ*. Metcalfe & Chalk (1950) mention these fibres for *Wallaceodendron* and *Serianthes myriadena* only. In my opinion, this is again an argument for a very close relationship of the treated genera. It may be of interest that in some *Archidendron* species of section *Clypearia*, a few of these fibres may be found occasionally.

The delimitation of the genera by wood structure is not easy and in most features the genera treated here have a considerable overlap, as can be seen in Pl. 6 as well as in table 5. Still, as also can be seen, the hierarchy of species within the genus or subgenus is more or less reflected in details of wood structure, as for instance in the size of intervascular pits, the ray width or the parenchyma distribution. By the abundance of parenchyma and the strictly uniseriate rays, *Archidendron* and *Pararchidendron* are very well characterised in respect of the other genera under discussion. The same holds true for the genus *Albizia*, that is characterised by septate fibres and multiseriate rays. From my previous study on the wood structure of *Leguminosæ* in general, it has become clear to me that ray structure and width are important features in the delimitation of genera (Baretta-Kuipers, 1981).

A very important question in this treatment is that relating the basic versus advanced position of the pertaining genera and/or species. In this respect the study of the wood anatomy can be particularly valuable, when studied in large and more or less divergent groups. It is, however, much more difficult in a small and closely related group and must therefore be handled with the utmost care. I have therefore concentrated upon a set of characters that have proven to be reliable indicators of advancement (a.o. Frost, 1930). These characters are the percentage of solitary vessels against the percentage of vessels in radial rows or groups, solitary vessels being definitely a basic character, and the length of the vessel members, long vessel members being a basic character against short ones a advanced feature. Of course this feature must be applied with caution, because the infrageneric variation is rather large.

In this respect *Archidendropsis oblonga* seems to be one of the least advanced species, with 90 % solitary vessels, a vessel member length of 500 μm and a fibre length of 1280 μm. At about the same level is *Wallaceodendron celebicum* with 85 % solitary vessels, a vessel

TABLE 5 : Wood characters

	1	2	3	4	5	6	7	8
Paraserianthes								
P. lophantha subsp. loph.	50	330	6-8	735	thin	1-2	sc. vas.	Ser. type
subsp. montana	48	430	6-8	740	thin	1-2	sc. vas	—
P. pullenii	70	500	6-8	1220	thin	1-2	al-confl.	Ser. t.
P. toona	80	450	± 8	1100	med.	1-3	al-confl.	Ser. t. + us. t.
P. falcataria subsp. falc.	76	475	6-8	1190	thin	1	sc. vas.	Ser. t.
subsp. fulva	76	485	± 8	1110	thin	1	sc. vas.	Ser. t.
subsp. solom.	72	445	6-8	1275	thin	1-2	sc. vas.	Ser. t.
Archidendropsis								
A. basaltica	60	265	4-5	800	thick	1-2	sc. vas.	Ser. t. + us. t.
A. thozetiana	45	385	4-5	1055	thick	1-2	sc. vas.	us. t. + Ser. t.
A. xanthoxylon	55	335	4-5	1200	med.	2	al-confl.	Ser. t.
— — — — — — —								
A. oblonga	90	500	5	1280	thin	1-2	sc. vas.	Ser. t.
A. granulosa	68	400	5	1035	thin	1-2	sc. vas. + marg.	Ser. t.
Pararchidendron								
P. pruinosum var. pruin.	55	365	4-5	1080	med.	1	vas. + banded	us. t.
var. junghuhn.	45	380	5-6	1045	med.	1-2	vas.	us. t.
Serianthes								
S. minahassæ	90	440	6-8	850	thin	1	sc. vas.	Ser. t.
S. grandiflora	60	405	6-8	850	thin	1	sc. vas.	Ser. t.
S. melanesica	67	450	6-8	1055	thin	1	vas.	Ser. t.
S. myriadena	72	480	6-8	1065	thin	1	alif.	Ser. t.
S. calycina	70	320	± 8	940	thin	1-2	al-confl.	Ser. t.
S. sachetæ	75	380	± 8	920	thin	1-2	al-confl.	Ser. t.
Wallaceodendron								
W. celebicum	85	550	5-6	1390	med.	1-2	alif.	Ser. t.
Archidendron								
sect. I t/m IV	51	408	5-6	1180	med.	1	banded	us. t.
sect. Clypearia	68	437	6-8	1060	med.	1	vas.	us. t.

Explanation of the figures in the columns :
1. Percentages solitary vessels ;
2. Average vessel member length in μm ;
3. Size of intervascular pits in μm ;
4. Average length of fibres in μm ;
5. Wall thickness of fibres, thin, medium or thick ;
6. Ray width in cells ;
7. Parenchyma : scanty vasicentric, aliform-confluent, marginal or banded ;
8. Crystals : *Serianthes* type or usual type rhombic crystals.

member length of 550 µm and even longer fibres. Of the genus *Serianthes*, *S. minahassæ* stands apart with its 90 % solitary vessels, but its vessel member length of 440 µm is not exceptional in the genus. The fibre length of 850 µm is even short. In the case of *Archidendropsis basaltica* and *A. thozetiana*, the decision of basic or advanced is still more difficult, because the wood shows obvious adaptive features to the arid growth conditions (Carlquist, 1975), as for instance : very small and numerous vessels (average vessel diameter in *A. basaltica* 60 µm, in *A. thozetiana* 80 µm, number of vessels 25-50/mm^2). In other *Archidendropsis* species average diameters are 150-200 µm, number of vessels 1-5/mm^2; in fact these figures apply to most species in the treated genera. The rather short vessel members of *A. basaltica* may be an adaption too, but in *A. thozetiana* the vessel member has a length that is usual in this group, so, taking into account the rather low percentage of solitary vessels, the small length of vessel members as well as fibres, the subgenus *Basaltica* may be considered as more or less advanced.

Concluding, I want to cite Bailey (1957) in saying that conclusions by the study of wood anatomy regarding relationships and classification, are only reliable when supported by the totality of evidence from other parts of the plants.

GEOGRAPHY

Most of the species treated in this paper have a very restricted distribution. Especially the genera *Archidendropsis* and *Serianthes* have many narrow endemics. *Archidendropsis* is found in New Guinea, The Bismarck Archipelago, Queensland and New Caledonia and consists of purely endemic species, no species being found in more than one of the regions mentioned above. The small distributional areas of the *Archidendropsis* species must be due to the very short viability of the seeds.

As noted in the taxonomic section *Serianthes* is an East Malesian genus, with a strong local evolution in New Caledonia. Only two species, *S. grandiflora* and *S. minahassæ* are fairly widely distributed (cf. Kanis, 1980 : 294, 295 fig. 1 & 2) whereas all the remaining species have a more or less restricted distribution, probably due to the large and heavy pods.

The monotypic genus *Wallaceodendron* is found in Northern Celebes and the Philippines. As this species is cultivated too it might have attained part of its distribution recently.

The monotypic genus *Pararchidendron* distributed in Java, The Saleier Island, Bali, Lombok, Sumba, Sumbawa, Flores, Timor, New Guinea and Australia (Queensland & N. S. Wales) is in the tropical areas only found in the montane forest. This distribution reminds a bit of the one seen in *Paraserianthes lophanta* (see also van Steenis, 1979) which has a disjunct distribution between W. Australia and Java and the Lesser Sunda Islands. *Paraserianthes falcataria* is a widespread, tropical lowland to montane species naturally occurring from the Moluccas to the Solomon Islands. The remaining two species of this genus *Paraserianthes toona* (Queensland) and *P. pullenii* (New Guinea) both have a very limited area of distribution.

DISCUSSION

It is relevant to raise two major questions : How and where did the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes* evolve ? Which genera/species possess the most basic characters ?

Recent data on geology and plate tectonics (AUDLEY-CHARLES, 1981 ; RAVEN & AXELROD, 1974 ; RAVEN, 1979) show that the E. Malesian area is a recent one attaining its present configuration about 10 million years ago. New Caledonia reached the present position in the Palaeocene, *ca.* 60 m.y. B.P. (RAVEN, 1979). According to RAVEN (1979) the relationships between the floras of New Guinea and New Caledonia are indirect only because Australia-New Guinea and New Caledonia moved northwards separately from the Antarctic. RAVEN therefore regards New Caledonia as a museum of the flora and the fauna that was widespread in Australia in the late Cretaceous. He further argues that the New Hebrides and other islands between New Guinea and New Caledonia are no more that 15 m.y. old and therefore not available as a pathway for ancient migration. AUDLEY-CHARLES (1981 : 27) has shown that *ca.* 40 m.y. B.P. New Guinea, Australia, The Bismarck Archipelago and the Solomon Island Ridge surrounded the New Hebrides and Fiji and that the Tonga Ridge stretched southward towards New Caledonia, thus forming a pathway between the E. Malesian area and New Caledonia already 40 m.y. B.P.

Palaeoclimatic data reviewed by RAVEN (1979 : 4-6) show that Australia was covered by a cool-temperate climate now confined to the mountains of E. Australia and Tasmania while it was placed at more southernly latitudes. But more recent and convincing data forwarded by KEMP (1981) show that the climate of the Australian continent was warmer at least in some parts and that there are evidences that support the thesis that a tropical vegetation was widespread in south-east Australia in the late Eocene (the mangrove palm *Nipa* has been found there). Throughout the Tertiary there has been climatic fluctuations. The most severe fluctuation happened in the late Miocene, when the Antarctic ice expanded. The expansion was associated with an increasing aridity of the climate (cf. KEMP, 1981 : 46). The result of the increasing aridity could have been an extinction of the rain forest taxa. Another possibility is that these taxa survived in the area N. of Australia or survived in refugia in Australia. RAVEN & POLHILL (1981 : 32) concluded that " there is no reason whatever to suppose that there were any legumes in Australia prior to the Miocene ", because of the lack of fossil data and because of the paucity of legume genera endemic to Australia.

The distribution of the genera treated in this paper supports the views expressed by RAVEN & POLHILL (*l.c.*). There are no genera endemic to Australia or New Caledonia. Although there is a number of species endemic especially to New Caledonia these species are closely related to species found in the Archipelago N. of Australia. The distribution maps show that the genera have their main distribution in E. Malesia with only 1, non-endemic probably water-dispersed species (*Serianthes grandiflora*) reaching Mainland Asia. An implication of the geological and palaeoclimatic data mentioned above seems to be that the basic characters still preserved would have a greater chance to occur in the small taxonomically ± isolated Australian genera or subgenera as *Paraserianthes* sect. *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Archidendropsis* subg. *Basaltica*. But here we are met with difficulties

as the evolution of the different organs of a plant does not necessarily occur simultaneously. Some characters i.e. pollen-characters may have been fixed at the basic stage, while other non-correlated characters may be more derived i.e. wood-characters and inflorescence-characters or vice versa. The two species of *Archidendropsis* subg. *Basaltica, A. basaltica* and *A. thozetiana* possess all 6 " basic " pollen-characters. Both species have extremely thick-walled fibres very small and numerous vessels, which probably are adaptations to arid growth conditions as these are absent in the third species *A. xanthoxylon*, which grows in the rain forest ; whereas *A. basaltica* and *A. thozetiana* grow in edaphic drier habitats. *A. basaltica* and *A. thozetiana* have stipules, another basic character but they have abbreviated inflorescence-units the flowers being collected in pedunculate glomerules. In the characters of pods and seeds subg. *Basaltica* is similar to subg. *Archidendropsis*. We thus have to search for the basic species of *Archidendropsis* in subg. *Archidendropsis*.

The distributions of the two species *Paraserianthes lophantha* and *Pararchidendron pruinosum* are very disjunct. Both species could as well have evolved in the area between Java - Sumatra and Australia as in Australia. They probably had a more continuous distribution during the Pleistocene, when larger areas were covered by a forest similar to the present montane forest. The isolated populations in the montane forest of Malesia have probably evolved since the Pleistocene by genetic drift. *Paraserianthes lophantha* has an isolated position in the genus because of the unbranched, elongated, racemose inflorescence, and a pinnate eophyll of the seedling. The pollen have costæ and shows affinities to the pantropical genus *Albizia*. Wood-anatomically the species seems to be rather advanced having rather short vessel members and a low proportion of solitary vessels. *Pararchidendron pruinosum* probably evolved from the same basic group as *Archidendron*. Wood-anatomically it is about intermediate between sect. *Clypearia* and the other sections of *Archidendron*. Palynologically it is isolated having a specialized tectal structure and a comparatively thin nexine (1 µm), sexine-nexine ratio 3/1. Macromorphologically it shows a mixture of characters : stipules present, alternate leaflets, flowers in axillary pedunculate corymbs, pods spirally contorted, reddish inside, seeds with pleurogram. The genus is thus well-defined.

Wallaceodendron and *Archidendropsis* subg. *Archidendropsis* are not found in Australia. Flowering specimens of *Wallaceodendron* (N. Celebes & The Philippines) and *Archidendropsis oblonga* (Solomon Islands) look very similar having solitary axillary and terminal unbranched racemes. *A. oblonga* is wood-anatomically the least specialized species studied with 90 % of the vessels solitary and a mean vessel member length of 500 µm. *Wallaceodendron* is only slightly more advanced with 85 % solitary vessels and an even longer vessel member length, 550 µm. Palynological data give no ideas of affinities between the two taxa but show that *Wallaceodendron* is very close to *Archidendron bellum* and allied species. *Archidendropsis* seems related to the genus *Paraserianthes* by subg. *Basaltica* and to *Serianthes* (*A. granulosa, A. glandulosa, A.* cf. *sepikensis, A. fournieri*) in the thickness of the nexine. Unfortunately only seedlings of 3 New Caledonian *Archidendropsis* species are known. These have all a pinnate eophyll a character shared with several species of the pantropical genus *Albizia*. The pods of *Wallaceodendron* are tardily dehiscent, the seeds are flattened with a rather thin testa but have pleurogram, they are being dispersed in 1-seeded envelopes formed by the endocarp. *Wallaceodendron* must have had ancestors in common with *Archidendropsis* (*A. oblonga, A. spicata*), which however is characterized by winged seeds

and absence of pleurogram. *Archidendropsis* now represented by narrowly endemic species and with a strong evolution in New Caledonia must be of a comparatively old age. It has probably spread to New Caledonia during the Oligocene together with the genus *Serianthes*, when the Tonga ridge could have functioned as a bridge between the New Guinea-Solomon Island area and New Caledonia or it has been spread later by long distance dispersal. In New Caledonia various specializations have taken place : the axis of the inflorescence-unit is abbreviated in *A. fournieri* to become an elongated glomerule as has happened in subg. *Basaltica.* Other specializations observable in New Caledonian species are the evolution of overgrown seeds in *A. paivana* and alternate leaflets in *A. granulosa.* Concludingly it can be stated that *Archidendropsis oblonga* and *Wallaceodendron* hold a more basic position than the New Caledonian representatives and that the two genera probably had a common ancestor.

The alternate leaflets and the woody, indehiscent pods characterize the genus *Serianthes.* Mainly because of the rather wide distributional area of *Serianthes minahassæ* which has pods not adapted to dispersal by sea currents, Kanis (1980 : 292) pointed out that this species may have had " a rather long history ". He deduced that the evolution in the complex has been comparatively slow and made the hypothesis that the small flowers and many small leaflets of this species reflected a relatively primitive condition. Comparing the characters of vessel member length and percentage solitary vessels, *S. minahassæ* is less advanced with 88 % solitary vessels and a vessel member length of 440 μm, *S. grandiflora* is more specialized with 60 % solitary vessels and a vessel member length of 400 μm. *S. minahassæ* is the only species in *Serianthes* with a generalized tectal structure (isometric channels) of the pollen. Data from wood-anatomy, the alternate leaflets, the enlarged concave bracts of the inflorescence and the very tardily dehiscent or indehiscent pod make *S. minahassæ* a good *Serianthes* species, which because of the elongated inflorescence units, numerous leaflets and wood and pollen characters is to be put as a separate subgenus at the beginning of the genus.

Within this genus a reduction in the length of the inflorescence-units from a spike to a pedunculate glomerule is seen. Subg. *Serianthes* is pollen-morphologically distinct by its thicker nexine (3-7 μm). Subg. *Minahassæ* shows affinities to the genus *Paraserianthes.* The data on seedlings are not yet conclusive but indicates a relative advanced position of the genus *Serianthes.*

Serianthes (3 species known) has a bipinnate first leaf above the cotyledons, a character in common with *Paraserianthes falcataria* and *Archidendron* (3 known species). Another point is that the leaflets of the seedling-leaves are opposite both in *Serianthes* and *Paraserianthes* but get alternate in the mature plants of *Serianthes.* Data from wood-anatomy and the general habit of the inflorescences suggest close affinities between *Serianthes minahassæ* and *Paraserianthes falcataria.* Concludingly it can be stated that our data support the theory forwarded by Kanis (*l.c.*).

The reflections above can be summarized as follows : the wood characters and the macromorphological characters are in good accordance, whereas the palynological characters seems to be more adaptive. Wood characters are adaptive too but change especially because of habitat conditions (*A. basaltica* and *A. thozetiana*) or habit conditions (lianas for instance). But as we are dealing with plants of similar habit (trees) distributed in rather uniform habitats we have stressed the importance of these characters. Characters which probably

reflect the reproduction strategy (i.e. inflorescence structure and pollen) have been used in the infrageneric groupings. The pod characters, which may be important in dispersal of the plants and consequently under strong selection pressure are used with caution as they are rather adaptable. The seed characters, which may be important in the dispersal and establishment of plants has probably been adaptable at a much earlier stage of the evolution as they have been fixed in a large pan-tropical genus as *Albizia* (see also Nielsen, 1981*a*), and in *Archidendron*. Moreover they seem to be well correlated with the wood characters and vegetative characters. They are therefore given prime importance in our classification.

As we are dealing with the end products of the evolutionary processes and as we have no fossil records (except for *Polyadopollenites giganteus* from the Pliocene of Papua, which must be an *Archidendron*) we have desisted from presenting a cladistic classification. The classification presented in table 1 is based on correlated characters.

Below we have listed some putative basic and derived characters used in the classification both at the generic level and at the subgeneric level.

Basic	Derived
Eophyll of seedling pinnate	Eophyll of seedling bipinnate
Stipules present	Stipules absent
Leaflets opposite	Leaflets alternate
Inflorescence simple	Inflorescence compound
Inflorescence-units elongated	Inflorescence-units abbreviated
Pod dehiscent	Pod indehiscent
Seeds without pleurogram	Seeds with pleurogram
Wood with a large proportion of solitary vessels	Wood with a small proportion of solitary vessels
Vessel elements long	Vessel elements short
16-celled polyads	Less (12) or more (20-48) celled polyads
Isometric tectal channels radially oriented	Enlarged tectal channels non radially oriented
Polyads small/medium	Polyads large
Small pore diameter	Larger pore diameter
Reduced heteromorphy	Strong heteromorphy

A systematic key to the genera of *Ingeæ* was presented in Nielsen (1981*a*) together with a list of scattered morphological characters. As it is a well-known paradox that you are not able to identify fruiting specimens of *Ingeæ* to tribe and flowering specimens to genus we have presented also an artificial key to *Ingeæ* of the area below. As some of the characters used in the artificial key are specific characters they are not included in the generic descriptions. As an aid for identification use C. Gunn (in ed.), Fruits and seeds of Genera in subfamily *Mimosoideæ* (*Fabaceæ*) U.S.D.A. Technical Bulletin.

Systematic key to the genera of Malesian, Australian and Pacific Ingeæ

1. Seeds with pleurogram.
   2. Stipules spinescent .... *Cathormion*
   2′. Stipules not spinescent.

3. Leaflets alternate.
   4. Inflorescence consisting of glomerules, racemes or spikes collected in panicles ; pods straight and woody, not ornithochorous, indehiscent or very tardily dehiscent. . . . . 5. *Serianthes*
   4'. Inflorescence of axillary, pedunculate corymbs ; pods spirally contorted, dehiscent, reddish inside. . . . . 4. *Pararchidendron*
3'. Leaflets opposite.
   5. Flowers collected in racemes or spikes, uniform.
      6. Endocarp forming a closed envelope around each seed. . . . . . 2. *Wallaceodendron*
      6'. Endocarp not forming a closed envelope around each seed. . 3. *Paraserianthes*
   5'. Flowers collected in glomerules or corymbs, most often heteromorphic. . *Albizia*

1'. Seeds without pleurogram.
   7. Pods curved or spirally twisted, occasionally straight, most often reddish outside and orange-reddish inside ; seeds unwinged, with a black or bluish-black crustaceous testa ; if the seeds are overgrown and brownish the flowers are collected in pedunculate glomerules. . . . . *Archidendron*
   7'. Pods straight or curved into a flattened circle, most often brownish, neither reddish outside nor within, seeds usually winged, with a brown, membranaceous testa ; if the seeds are wingless and overgrown the flowers are collected in spikes or spikelike racemes. . . . . 1. *Archidendropsis*

Artificial key to the genera of Malesian, Australian and Pacific Ingeæ

1. Stipules spinescent, pods jointed into 1-seeded segments. . . . . *Cathormion*
1'. Stipules not spinescent, pods not jointed into 1-seeded segments.
   2. Leaflets alternate or pinnæ unifoliolate.
      3. Inflorescence simple.
         4. Flowers collected in axillary corymbs, pods spirally contorded, reddish, seeds with pleurogram ; leaflets stalked. . . . . 4. *Pararchidendron*
         4'. Flowers collected in axillary spikes, pods straight, flattened, brown, seeds without pleurogram ; leaflets sessile . . . . 1. *10. Archidendropsis granulosa*
      3'. Inflorescence compound, consisting of pedunculate glomerules, umbels, racemes or spikes collected in racemes or panicles.
         5. Inflorescence of glomerules collected in racemes ; pods curved or spirally contorted, fleshy, reddish, seeds without pleurogram, ellipsoid, black ; leaflets petiolulate. . . . . *Archidendron* ser. *Morolobiæ*
         5'. Inflorescence of glomerules, racemes or spikes collected in panicles ; pods straight, woody, seeds with pleurogram ; leaflets sessile. . . . . 5. *Serianthes*
   2'. Leaflets opposite, pinnæ never unifoliolate.
      6. Flowers heteromorphic within the same part-inflorescence, seeds with pleurogram. . . . . *Albizia*
      6'. Flowers homomorphic within the same part-inflorescence.
         7. Inflorescence simple.
            8. Flowers subtended by glandular bracts i.e. bracts with a ring-shaped nectarium ; pods reddish, seeds bluish-black or black. . *Archidendron p.p.*
            8'. Flowers subtended by eglandular bracts, or bracts inconspicuous.
               9. Inflorescence pendulous, pods reddish, seeds bluish-black or black. . . . . *Archidendron p.p.*
               9'. Inflorescence erect, pods brown.
                  10. Inflorescence a raceme, spike-like raceme or a spike.
                     11. Leaflets sessile.
                        12. Stipules present in the mature plant, seeds with pleurogram. . . . . 3. *1. Paraserianthes lophantha*

12′. Stipules absent in the mature plant........ 1. *Archidendropsis p.p.*
11′. Leaflets stalked.
13. Stamens red, ovary solitary, seeds without pleurogram...... .... 1. *Archidendropsis p.p.*
13′. Stamens white or cream.
14. Flowers pedicellate.
15. Ovary solitary, seeds with pleurogram, in 1-seeded envelopes formed by the endocarp........................... 2. *Wallaceodendron*
15′. Ovaries 3-5 per flower, seeds without pleurogram, endocarp not forming envelopes............... 1. *4. Archidendropsis oblonga*
14′. Flowers sessile.. *Archidendropsis p.p.*
10′. Inflorescence a pedunculate glomerule. .... 1. *Archidendropsis* subg. *Basaltica p.p.*
7′. Inflorescence compound.
16. Flowers subtended by persistent glandular bracts (i.e. bracts with a ring-shaped nectarium).................................. *Archidendron p.p.*
16′. Flowers not subtended by persistent glandular bracts.
17. Basic unit of inflorescence a raceme or a spike.
18. Stipules visible in the mature plant, basic unit of inflorescence a raceme, seeds probably flattened and without pleurogram...... .... 1. *6. Archidendropsis sepikensis*
18′. Stipules not visible in the mature plant.
19. Basic unit of inflorescence a spike, seeds with pleurogram.... .... 3. *Paraserianthes p.p.*
19′. Basic unit of inflorescence a raceme, seeds without pleurogram .... *Archidendron p.p.*
17′. Basic unit of inflorescence a glomerule, corymb or an umbel.
20. Stipules large and auriculate persisting for a long time, pods curved, seeds flattened...................... 1. *14. Archidendropsis fournieri*
20′. Stipules inconspicuous, usually early caducous.
21. Leaflets sessile, flowers sessile, seeds with pleurogram...... *Albizia p.p.*
21′. Leaflets petiolulate, if sessile then the flowers are stalked ; seeds without pleurogram.
22. Pods flat, straight, oblong seeds flattened, winged, brown...................... 1. *3. Archidendropsis xanthoxylon*
22′. Pods curved to spirally contorted, if straight then turgid, seeds mostly ovoid or elliptic, black or bluish-black........ *Archidendron p.p.*

DESCRIPTIONS OF THE NEW TAXA, AND NEW COMBINATIONS

ARCHIDENDROPSIS Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 67 (1983).

A. **Archidendropsis** subg. **Basaltica** Nielsen, *subg. nov.*

A subgenere Archidendropsides *stipulis parvis, rigidis, caducis, polline polyadiis minutis, diametro 60-65 µm, diametro pororum angusto 2,5-3 µm differt.*

Type : *Archidendropsis basaltica* (F. v. Mueller) Nielsen.

Archidendropsis basaltica (F. v. Mueller) Nielsen, *comb. nov.*

— *Acacia basaltica* F. v. Mueller, J. Proc. Linn. Soc., Bot. 3 : 146 (1859).

Archidendropsis thozetiana (F. v. Mueller) Nielsen, *comb. nov.*

— *Acacia thozetiana* F. v. Mueller, Fragm. Phyt. Austral. 4 : 9 (1863).

Archidendropsis xanthoxylon (C. White & Francis) Nielsen, *comb. nov.*

— *Albizia xanthoxylon* C. White & Francis, Proc. Roy. Soc. Queensl. 41 : 141, *tab. X* (1929).

B. **Archidendropsis** subg. **Archidendropsis**

Archidendropsis oblonga (Hemsley) Nielsen, *comb. nov.*

— *Hansemannia oblonga* Hemsley, Kew Bull. 1892 : 125.

Archidendropsis spicata (Verdc.) Nielsen, *comb. nov.*

— *Archidendron spicatum* Verdc., Kew Bull. 32 : 229 (1977).

Archidendropsis sepikensis (Verdc.) Nielsen, *comb. nov.*

— *Albizia sepikensis* Verdc., Kew Bull. 32 : 473 (1978).

PARASERIANTHES Nielsen, *gen. nov.*

Genus novum Leguminosarum - Mimosoidearum - tribus Ingearum, generi Serianthidi Benth. *affine.*

Arbores vel frutices inarmati ; stipuli non spinescentes ; folia bipinnata foliolis oppositis ; flores in racemas axillares congregati aut in spicas, paniculas formantes vel solitarias ; flores inflorescentiæ partialis uniuscujusque uniformes, ovario solitario (raro duobus) ; legumina cartaginea, plana, recta, non segmentata neque intus rubentia, endocarpio involucrum circa utrumque semen non formante ; semina subcirculatim elliptica versus oblonga, convexa sed parum compressa, cum pleurogrammatibus, sine arillis, sclerotestis crassis inalatis.

Type-species : *Paraserianthes lophantha* (Willd.) Nielsen.

A. **Paraserianthes** sect. **Paraserianthes**

Paraserianthes lophantha (Willd.) Nielsen, *comb. nov.*

— *Acacia lophantha* Willd., Sp. Pl. 4 : 1070 (1806).

subsp. **montana** (Junghuhn) Nielsen, *stat. & comb. nov.*

var. **montana**

— *Acacia montana* Junghuhn, Nat. Tijdschr. Ned. Ind. 5 : 626 (1842).

var. **kostermansii** (Fosberg) Nielsen, *comb. nov.*

— *Albizia montana* (Junghuhn) Benth. var. *kostermansii* Fosberg, Reinwartia 7 : 79 (1965).

B. **Paraserianthes** sect. **Falcataria** Nielsen, *sect. nov.*

Flores in spicatis paniculatis ; polline sine costis.

Type-species : *Paraserianthes falcataria* (L.) Nielsen.

Paraserianthes pullenii (Verdc.) Nielsen, *comb. nov.*

— *Albizia pullenii* Verdc., Kew Bull. 33 (3) : 408 (1979).

Paraserianthes toona (Bailey) Nielsen, *comb. nov.*

— *Albizia toona* Bailey, Syn. Queensl. Fl. 1, Suppl. : 18 (1886).

Paraserianthes falcataria (L.) Nielsen, *comb. nov.*

— *Adenanthera falcataria* L., Sp. Pl., ed. 2 : 550 (1762).

P. falcataria subsp. **solomonensis** Nielsen, *subsp. nov.*

A subsp. falcataria *nervo principali folioli quarta vel tertia parte latitudinis folioli a margine apicali remoto, rachide folii sæpe densissime tomentosa differt.*

Type : *Brass 3223*, Solomon Islands, Ysabel Island, Tiratona, alt. 600 m, 26.11.1932, fl. (holo-, A ; iso, BO, L).

P. falcataria subsp. **fulva** (Lane-Poole) Nielsen, *comb. nov.*

— *Albizia fulva* Lane-Poole, Rep. For. Res. Papua N. Guinea : 91 (1925).

PARARCHIDENDRON Nielsen, *gen. nov.*

— « *Gen. C* » Nielsen in Advances in Leg. Syst. : 186 (1981).

Genus novum Leguminosarum - Mimosoidearum - tribus Ingearum ex affinitate generis Archidendri F.v. Muell. *Arbores vel frutices inarmati ; stipuli non spinescentes ; folia bipinnata, foliolis*

alternis ; flores in corymbos axillares, pedunculatos, collati ; flores inflorescentiæ partialis uniuscujusque uniformes, ovarium unum ; legumina in circulum curvata aut contorta, cartaginea, plana, dehiscentia, intus rubentia, endocarpio involucrum circa utrumque semen non formante ; semina ellipsoidea, obovoidea vel subglobosa, inalata, cum pleurogrammate, sine arillo, sclerotesta crassa et nigra.

Type-species : *Pararchidendron pruinosum* (Benth.) Nielsen.

Pararchidendron pruinosum (Benth.) Nielsen, *comb. nov.*

— *Pithecellobium pruinosum* Benth., London J. Bot. 3 : 211 (1844).

P. pruinosum var. **junghuhnianum** (Benth.) Nielsen, *comb. & stat. nov.*

— *Pithecellobium junghuhnianum* Benth. in Miq., Pl. Jungh. 1 : 269 (1852).

P. pruinosum var. **sumbawaense** (Kosterm.) Nielsen, *comb. & stat. nov.*

— *Abarema sumbawaensis* Kosterm., Reinwartia 6 : 160, *fig. 45* (1962).

P. pruinosum var. **novo-guineense** Nielsen, *var. nov.*

A var. pruinoso *foliolis acutis differt.*

Type : *Mary S. Clemens 11334*, New Guinea, Matap, Morobe distr., alt. 1650-2000 m (holo-, A)

SERIANTHES Bentham

London J. Bot. 3 : 225 (1844).

Serianthes subg. **Minahassæ** Nielsen, *subg. nov.*

Inflorescentia panicula spicarum pedunculatarum. Stamina alba vel eburnea. Legumen epicarpio tenuiter lignoso, endocarpio pergamaceo, intus quasi non segmentatum. Legumina tarde dehiscentia vel indehiscentia.

Type : *Serianthes minahassæ* (Koorders) Merrill & Perry.

Serianthes subg. **Serianthes**

sect. **Calycina** Nielsen, *sect. nov.*

Inflorescentia glomeruli vel umbellæ composita. Stamina purpurea distaliter. Legumen epicarpio coriaceo, rigider chartaceo vel lignoso, endocarpio ± parchemineo ; semina in loculis valde distantibus habitantia.

Type : *Serianthes calycina* Bentham.

Serianthes rurutensis (F. Brown) Nielsen, *comb. & stat. nov.*

— *Serianthes myriadenia* var. *rurutensis* F. Brown, Bull. Bish. Mus. 130 : 105 (1935).

(To be continued)

Achevé d'imprimer le 15 décembre 1983

Le 2e trimestre de l'année 1983, a été diffusée le 8 novembre 1983

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 003 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur des collections conservées dans ses Laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nº 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nº 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nº 1 à 70 ; Botanique, nº 1 à 35 ; Écologie générale, nº 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nº 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977) 1979, 162 p., fig., pl.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

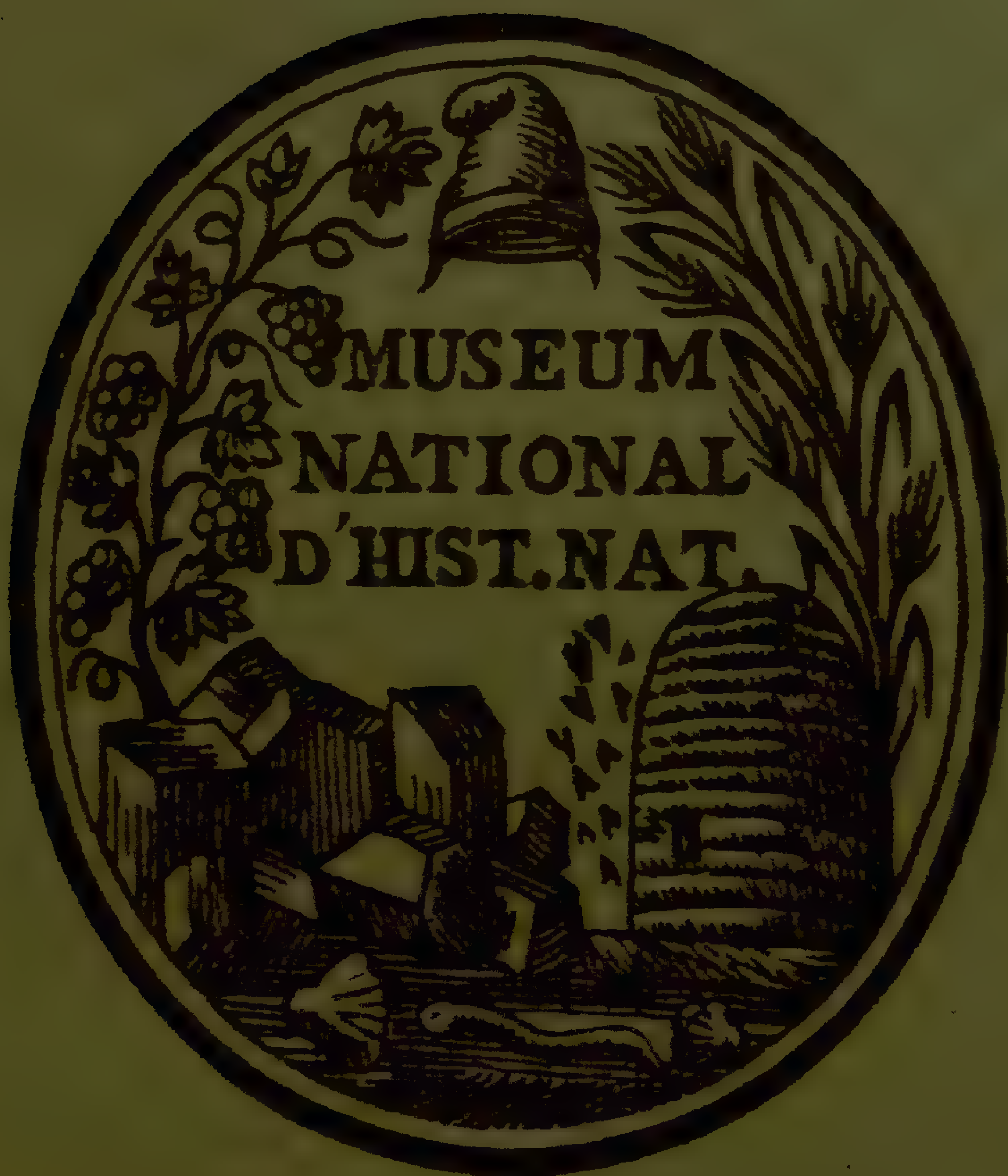
- Flore de Madagascar et des Comores, 89 vol. parus.
- Flore du Gabon, 24 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 20 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 12 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 24 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP. Paris 6.193.02.K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP. Paris 4.481.43.T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP. Paris 14.522.31.T)

Abonnements 1983 : France : 160 F ; Étranger : 190 F.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

SERIE T. 5 1983 N° 4

Octobre-Décembre 1983

MISSOURI BOTANICAL

GARDEN LIBRARY



BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur J.-F. LEROY, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédaction : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. Bosser, Paris ; E. Boureau, Paris ; F. Ehrendorfer, Vienne ; F. R. Fosberg, Washington ; F. Hallé, Montpellier ; J.-L. Hamel, Paris ; V. H. Heywood, Reading ; L. A. S. Johnson, Sydney ; S. Jovet, Paris ; C. Kalkman, Leiden ; A. Le Thomas, Paris ; R. Letouzey, Paris ; D. Molho, Paris ; R. E. G. Pichi-Sermolli, Perugia ; P. H. Raven, St Louis ; R. Schnell, Paris ; A. Takhtajan, Léningrad ; M. Van Campo, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc...

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 336.47.25. Ils sont examinés par le Comité de lecture et soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les clés.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscule, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

ILLUSTRATIONS : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

TIRÉS-à-PART : 50 tirés-à-parts seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331.71.24 ; 331.95.60.

Abonnements pour l'année 1983 (prix h.t.)

Abonnement général (Sections A, B, C) : 1 080 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 670 F.
Section B : Adansonia, botanique : 300 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 195 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 5, 1983, section B, *ADANSONIA*, nº 4

SOMMAIRE — *CONTENTS*

NIELSEN, I., GUINET, Ph. & BARETTA-KUIPERS, T. — Studies in the Malesian, Australian and Pacific Ingeæ (Leguminosæ-Mimosoideæ) : the genera Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron and Serianthes (part 2) 335

Étude des Ingeæ (Leguminosæ-Mimosoideæ) de Malaisie, d'Australie et du Pacifique : les genres Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes, Pararchidendron et Serianthes (2e partie).

CUSSET, C. — Contribution à l'étude des Podostemaceæ : 7. Ledermanniella Engl. sous-genre Phyllosoma C. Cusset 361

Contribution to the study of the Podostemaceæ : 7. Ledermanniella Engl. subg. Phyllosoma C. Cusset.

HARTLEY, T. G. — A revision of the genus Comptonella (Rutaceæ) 391

Révision du genre Comptonella (Rutaceæ).

ÇELEBIOĞLU, T., FAVARGER, C. & HUYNH, K.-L. — Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre Minuartia (Caryophyllaceæ). I. Sect. Minuartia. 415

Contribution to the micromorphology of the seed-coat of the genus Minuartia (Caryophyllaceæ). I. Sect. Minuartia.

Revue bibliographique 437

Reviews.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 335-360.

Studies in the Malesian, Australian and Pacific *Ingeæ* (*Leguminosæ-Mimosoideæ*) : the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes*

(part 2)

I. Nielsen, Ph. Guinet & T. Baretta-Kuipers

Summary : The first part of this study (morphology, wood structure, geography, generic limit, systematic and artificial keys, description of new taxa and new combinations) has been published in this review (*Bulletin du Muséum*, *Adansonia* 5 (3) : 303-329 (1983). In this second part the authors consider the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron* and *Paraserianthes* : keys, synonymies, typifications, descriptions, distribution and ecology of all species except the New Caledonian taxa which have been dealt with in detail in Flore de la Nouvelle-Calédonie 12 (1983).

Résumé : La première partie de cette étude (morphologie, structure du bois, limite générique, clés systématique et artificielle, description des nouveaux taxons et établissement de nouvelles combinaisons) a été publiée dans le *Bulletin du Muséum*, *Adansonia* 5 (3) : 303-329 (1983). Dans cette 2e partie, les auteurs traitent des genres *Archidendropsis*, *Wallaceodendron* et *Paraserianthes* : clé, synonymie, typification, description, distribution et écologie de chaque espèce à l'exception des taxons néo-calédoniens qui ont été étudiés en détail dans la Flore de la Nouvelle-Calédonie 12 (1983).

Ivan Nielsen, Botanical Institute, 68, Nordlandsvej, DK 8240 Risskov, Denmark.
Philippe Guinet, Laboratoire de Palynologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34060 Montpellier Cedex, France.
Tine Baretta-Kuipers, Instituut voor systematische plantkunde, 2 Heidelberglaan, Postbus 80, 102, 3508 TC. Utrecht, The Netherlands.

ARCHIDENDROPSIS Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 66 (1983).
— *Albizia* § 1. *Spicifloræ* Benth., London J. Bot. 3 : 85 (1844), *p.p.*
— *Albizia* sect. *Spicifloræ* Benth. ser. *Platyspermæ* Benth., Trans. Linn. Soc., London 30 : 558 (1875).
— *Albizia* sect. *Spicifloræ* Benth. *emend.* Fosberg, Reinwardtia 7 : 73 (1965), *p.p.*

A list of the examined material is available upon request ; write to I. Nielsen, Aarhus.

— *Albizia* sect. II. — *Lophantha* (Miq.) Fourn., Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 4, 15 : 172 (1861), *p.p.*
— « *Gen. B.* », Nielsen in Polhill & Raven (eds.), Adv. Leg. Syst. : 186 (1981).

Type-species : *Archidendropsis fulgens* (Labill.) Nielsen (= *Acacia fulgens* Labill. ; *Albizia fulgens* (Labill.) Benth.).

Pollen : Sexine/Nexine ratio : 2. Numerous tectal channels (40-60/100 μm²). Pore diameter : 2.5-10 μm. Two clear-cut groups can be observed in this genus.

	Subg. *Basaltica*	Subg. *Archidendropsis*
Thickness of Sexine & Nexine	Sexine 2/Nexine 1 μm	Sexine 3/Nexine 1.5 μm
Polyad diam.	55-60 μm diam.	80-120 μm diam.
Pore diam.	2.5-3 μm	6-10 μm
Surface structure	Smooth in periferal cells, faint fossules in central cells	Small rounded areoles or deep fossules in all cells
Tectal Structure	Isometric channels	Non-isometric channels

Seedlings : The seedlings of the New Caledonian species *A. macradenia*, *A. paivana* subsp. *tenuispica* and *A. streptocarpa* were studied. The germination is epigeaous, cotyledons green, opposite and early caducous ; the first leaf is oncepinnate, the second is bipinnate, alternate with the first one ; the stipules are small and filiform, sometimes only visible in the seedling stage in other instances *A. sepikensis*, *A. basaltica*, *A. thozetiana* and *A. fournieri* persisting for a longer time.

Discussion : This genus has its distribution in New Caledonia (8 species), Queensland, Australia (3 species) and New Guinea-New Britain-Solomon Islands (3 species). All the species are endemic to their respective region a testimony of a long period of isolation. *Archidendropsis oblonga* (= *Archidendron oblongum*) from the Solomon Islands is the only species with numerous free ovaries per flower and was for this reason referred to *Archidendron.* Inflorescence morphology (long erect, terminal racemes), the flat pods and the reniform seeds brings it however close to the New Caledonian representatives. *Archidendropsis spicata* (= *Archidendron spicatum*) and *Archidendropsis sepikensis* have solitary ovaries, their pods are not known in ripe condition, but the immature ones are flat and straight ; because of the inflorescence structure and the general facies of the plants they are referred to this genus. The New Caledonian species have been dealt with in detail in " Flore de la Nouvelle-Calédonie 12 ". It is in this area that largest variation is found, the species showing an adaptation to the different ecological conditions. *A. fournieri* has large auriculate, persistent stipules ; flowers in paniculate, pedunculate heads and the pods curved, characters that led earlier authors to refer this to *Pithecellobium* (Bentham, 1875) or *Abarema* (Kostermans, 1954*b*). The pollen characters places it close to the spicate flowered species *A. fulgens*, *A. macradenia* and *A. glandulosa* from the same area. *A. paivana* (= *Albizia paivana*) has a slightly curved and a slightly turgid pod. The

seeds are overgrown (sensu CORNER, 1951) ; but the testa has the same structure as that of *A. macradenia*, only the outer layer getting thickened cell-walls ; pollen morphologically this is related to *A. granulosa*, *A. streptocarpa* and *A. lentiscifolia*. It is for these reasons kept in the same genus as the other New Caledonian representatives.



Pl. 7. — Known distribution of the genus **Archidendropsis** Nielsen ; distributional area of New Caledonian species shaded.

The three Australian species have pod and seed characters similar to what is seen in the remaining species. However, 2 of the species, *A. basaltica* and *A. thozetiana*, have caducous, hard, stipules, reminding of stipular spines, a character which has not been observed in the other species. Pollen morphologically the two species have their nearest affinites with species of the genus *Albizia* (*A. carrii* & *A. guillainii*). It is a question whether these species should be referred to a separate genus i.e. that the evolution of the winged thin walled seeds without pleurogram should have happened twice. On the other hand the flowers are uniform and until further data are available we prefer to keep them as a separate subgenus, subg. *Basaltica*.

KEY TO THE SPECIES (Artificial)

1. Flowers collected in pedunculate glomerules.
  2. Stipules small and inconspicuous, often developed into two small stipular spines, up to ca. 0.7 mm long, early caducous ; pod straight.
    3. Leaflets distinctly stalked, 3.5-9.8 × 1.9-4.6 cm, ovate-elliptic (-lanceolate).. 3. *A. xanthoxylon*

3. Leaflets sessile.
4. Leaflets 5-10 pairs per pinna, 0.2-1.0 × 0.35-0.6 cm (ovate-) oblong ; base subtruncate to truncate/broadly cuneate. .... 1. *A. basaltica*
4′. Leaflets 2-4 pairs per pinna, 0.6-2.8 × 0.2-1.2 cm (obovate-elliptic-) cuneate-oblong to broadly linear ; base asymmetrically cuneate................ 2. *A. thozetiana*
2′. Stipules large orbicular to cordate or auriculate, 0.9-4.4 × 0.7-3.5 cm, ± persistent ; pods curved into a circle.. 14. *A. fournieri*
2′a. Leaf-rachis glabrous...................................... 14a. var. *fournieri*
2′b. Leaf-rachis pubescent..................................... 14b. var. *auriculata*
1′. Flowers collected in pedunculate axillary or terminal spikes, spiciform racemes or racemes.
5. Racemes panicled at the distal leaves ; stipules 1.0-1.4 × 0.3-0.4 cm, oblong-lanceolate, observable in the mature plant.................................. 6. *A. sepikensis*
5′. Racemes solitary, paired or a few together, rarely racemosely arranged ; stipules not observable in the mature plant.
6. Leaflets stalked, petiolules 1-3 mm long.
7. Corolla deep-red, pod turgid at maturity, seeds overgrown............ 7. *A. paivana*
7a. Flowering spikes (2.5-)3.5-6.5 cm wide ; flowers densely arranged.
7b. Lower surface of leaflets dull greyish green to glaucous, papillose ; pedicel 1-2 mm long.. 7a. subsp. *paivana*
7b′. Lower surface of leaflets dull green not papillose ; pedicel 0(-1.5) mm........ .... 7b. subsp. *balansæ*
7a′. Flowering spikes 1.5-2.8 cm wide ; flowers spacely arranged. 7c. subsp. *tenuispica*
7′. Corolla white or golden yellow, pod flat (not known mature in *A. spicata*) ; seeds flat, circular-reniform.
8. Flowers pedicellate, calyx 5-7 mm, corolla 9-11 mm long, ovaries 3-5 per flower .... 4. *A. oblonga*
8′. Flowers sessile, calyx 2 mm, corolla 5-6 mm long, ovary 1 per flower. 5. *A. spicata*
6′. Leaflets sessile, petiolules inconspicuous.
9. Leaflets (except for the distal pairs) alternate................... 10. *A. granulosa*
9′. Leaflets opposite.
10. Leaves with 1 pair of pinnæ.
11. Corolla glabrous, stamens deep-red, pod brown to reddish brown. 9. *A. glandulosa*
11′. Corolla densely sericeous, stamens white or rosy, pod yellowish.................. .... 13. *A. streptocarpa*
10′. At least some of the leaves in the specimen with 2-7 pairs of pinnæ.
12. Leaflets 2-4(-5) pairs per pinna, 2.5-8.1 × (0.6)-1.2-4 cm, asymmetrically obovate-ovate, elliptic or lanceolate to oblanceolate ; inflorescence glabrous ; filaments bright red. .... 8. *A. fulgens*
12′. Leaflets (5-)7-22 pairs per pinna, (0.6-)1-2 × 0.2-0.8 cm, subtrapezoid to asymmetrically oblong ; inflorescence pubescent ; filaments greenish-white to pale yellow.
13. Base of leaflets half rounded (half cuneate) ; bracts in the inflorescence triangular hastate, 0.5-0.6 mm ; calyx 1.2-2.3 mm, subcampanulate to campanulate, densely puberulous................................ 11. *A. lentiscifolia*,
13′. Base of leaflets asymmetrically cuneate ; bracts in the inflorescence linear-filiform, 1-1.5 mm ; calyx 2.2-4.5, subcampanulate to tubular, glabrous or with a few scattered hairs................................ 12. *A. macradenia*

A. **Archidendropsis** subg. **Basaltica** Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 325 (1983).

Type : *Archidendropsis basaltica* (F. v. Mueller) Nielsen (= *Acacia basaltica* F. v. Mueller = *Albizia basaltica* (F. v. Muell.) Bentham).

Differing from subg. *Archidendropsis* in having small, rigid, early caducous stipules, pollen with small polyads (60-65 μm) in diameter, and a narrow pore diameter, 2.5-3 μm.

1. **Archidendropsis basaltica** (F. v. Mueller) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Acacia basaltica* F. v. Mueller, J. Proc. Linn. Soc., Bot. 3 : 146 (1859).
— *Albizia basaltica* (F. v. Mueller) Benth., Fl. Austral. 2 : 422 (1864) ; Trans. Linn. Soc., London 30 : 566 (1875) ; F. v. Mueller, J. Bot. 10 : 9 (1872) ; Bailey, Syn. Queensl. Fl. : 145 (1883).

A richly branched sometimes straggly tree or spreading shrub up to 10 m high ; bark dark grey, very rough, thick, deeply cut into short fissures giving it a corky appearance ; branchlets terete, greyish, densely puberulous and glandular in the distal parts, glabrescent ; stipules developed into two small thorns, ca. 0.7 mm long, caducous. Leaves : rachis 0-1.9 cm long, petiole 0-1.0 cm long, glandular puberulous to hirsute, gland(s) at the junctions of the pinnæ, 0.2-0.8 mm in diameter, circular, with raised central part, sessile ; pinnæ 1-2 pairs, opposite, 1.3-4.1 cm long, glandular puberulous to hirsute, glands absent or present at the junctions of up to all the pairs of leaflets, 0.1-0.2 mm in diam., inconspicuous, sessile ; leaflets 5-10 pairs per pinna, opposite, sessile, 0.2-1.0 × 0.35-0.6 cm (ovate-)oblong, base subtruncate to truncate/broadly cuneate, apex rounded-truncate, often emarginate ; both surfaces densely canescent puberulous, lower surface papillose ; main vein nearly parallel and slightly closer to the front margin ; lateral veins inconspicuous to prominulous, not reticulate.

Inflorescence : peduncles axillary at the terminal leaves, or emerging from short-shoots, which carry leaves and peduncles, up to 4 cm long, densely red brownish glandular, bearing a head of sessile flowers, ca. 0.5-1 cm diameter, the lower flowers of the head subtended by a 0.9-1.2 mm long, spathulate, concave, glandular bract (a solitary flower can often be observed just below the head). Flowers pentamerous (-hexamerous), yellow ; calyx 1.5-3.0 mm, subcampanulate, densely glandular at the teeth and in the distal part, proximal part glabrous ; teeth 0.4-0.5 mm, triangular ovate, acute ; corolla 2.5-4 mm, narrowly campanulate, glabrous except for the densely glandular apices of the lobes ; lobes 0.5-1.5 mm, ovate, acute ; stamens up to 5 mm, tube 2-2.5 mm, about as long as to exceeding the corolla-tube ; ovary solitary, 0.8-1.2 mm, glabrous, stipe up to 0.5 mm long, style about as long as the stamens, stigma tubular, concave.

Pod brownish, chartaceous, 4.2-11.5 × 0.5-1.5 cm, oblong, flat, straight, densely puberulous, glandular, glabrescent, dehiscing along both sutures ; valves with dense, prominulous, transverse, anastomosing veins. Seeds 5-9 × 5.5-10 × 0.5-1 mm, flat, quadrangular to circular in circumscription, with a narrow ca. 0.2 mm broad, marginal wing ; testa thin, flaking.

Type : *F. v. Mueller 42*, Australia, Queensland, Peak Downs (holo-? MEL ; iso-, K).

Distribution : Australia, S. Queensland (Endemic).

Ecology : Recorded from sandy ridges, heavy brown soil, pebbly sandy soil ; in *Eucalyptus*-woodlands associates with *Eucalyptus populnea* and *Eremocitrus* ; in *Eucalyptus* and *Acacia* (Brigalow) forest ; alt. up to ca. 400 m.

Uses : The foliage and young branches are excellent sheep-fodder.

Vernacular names : Red Lamewood ; Dead finish.

2. **Archidendropsis thozetiana** (F. v. Mueller) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Acacia thozetiana* F. v. Mueller, Fragm. Phyt. Austral. 4 : 9 (1863).
— *Albizia thozetiana* (F. v. Mueller) F. v. Mueller ex Benth., Fl. Austral. 2 : 422 (1864) ; Trans. Linn. Soc., London 30 : 566 (1875) ; F. v. Mueller, J. Bot. 10 : 9 (1872) ; Bailey, Syn. Queensl. Fl. : 145 (1883).

Tree ; branchlets terete, greyish, puberulous, early glabrescent ; stipules small and inconpicuous, ca. 0.5 mm long, triangular-ovate, reddish glandular haired, very early caducous, resembling stipular thorns. Leaves : rachis (= petiole) 0.3-1.5 cm long, puberulous, gland at the junctions of the pinnæ, 0.3-0.5 mm in diameter, circular-transversely elliptical, sessile, cushion-shaped but sometimes slightly sunken in the central part ; pinnæ 1 pair, puberulous, 0.6-2.4 cm long ; gland at the junction of the terminal pair of leaflets, less than 0.5 mm in diameter, circular, sessile, cushion-shaped, sometimes absent ; leaflets 2-4 pairs per pinna, opposite, sessile, chartaceous, 0.6-2.8 × 0.2-1.2 cm (obovate-elliptic-) cuneate-oblong to broadly linear ; base asymmetrically cuneate, apex obtuse, rounded, both surfaces glabrous or lower surface faintly puberulous, glabrescent ; both surfaces with hardly visible reticulate veins.

Inflorescence : peduncles terminal and axillary, 1-2.5 cm long bearing heads of sessile flowers, ca. 0.7-1.0 cm in diam., subtended by 0.5-1.5 mm long, ovate-cuneate bracts. Flowers pentamerous, colour ? ; calyx 2-2.5 mm long, subtubular (slightly asymmetrical, the two lower lobes beeing united higher up), densely puberulous and covered by sessile glands ; teeth 0.3-0.5 mm long, triangular, acute ; corolla 2.5-3.2 mm long, tubular, tube glabrous, lobes 0.5-1 mm long, triangular ovate, acute, puberulous ; stamens ca. 5 mm long, tube 2.5-3 mm long, equalling to exceeding the corolla tube ; ovary solitary, ca. 1 mm long, inconspicuously stipitate, with a few microscopical hairs.

Pod brown, chartaceous, up to 18 × 2.2 cm, oblong, flat, with sinuate margins, narrowing towards both ends, faintly puberulous, dehiscing along both sutures ; valves with prominulous to inconspicuous transverse reticulate veins. Seeds flat, circular, ca. 9 mm in diameter with a marginal, narrow, 0.5-1 mm broad wing, testa thin and flaking.

Syntypes : *Dallachy s.n.*, Australia, Queensland, Thozet's Creek ; *K. Thozet s.n.*, Australia, Queensland, " ad montem Fort Cooper ", MEL ? (not seen).

Distribution : Australia : S. Queensland (Endemic).

Ecology : Recorded from deciduous vine-thicket and scrub ; alt. 300 m.

3. **Archidendropsis xanthoxylon** (C. White & Francis) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Albizia xanthoxylon* C. White & Francis, Proc. Roy. Soc. Queensl. 41 : 141, *tab. X* (1929) ; Francis, Austral. Rainf. Trees : 419 (1951).

Tree 25-37 m high, 0.4-0.8 m in d.b.h. ; bole slightly spurred at base ; outer bark greyish marked with longitudinal lines of lenticels ; blaze yellowish brown ; young branches terete with a dark, tomentulose glandular indumentum, soon glabrescent ; stipules not observed. Leaves : rachis 1.5-2.5 cm long, puberulous, petiole to 2.5 cm long, glands at the junctions of the pinnæ, ca. 2 × 2 mm, triangular to rhombic in circumscription, slightly raised, flat, or slightly depressed ; pinnæ 1-2 pairs, puberulous, 5.5-10 cm long, acuminate, with glands at the junction of the petiolules ; gland 1-1.2 mm in diameter, circular, raised, sessile, flat ; leaflets 3-4 pairs per pinnæ, opposite, petiolulate, petiolules 4-7 mm long, ± puberulous, rigidly chartaceous, 3.5-9.8 × 1.9-4.6 cm, ovate-elliptic, elliptic (-lanceolate) ; base ± symmetrically cuneate, apex obtusely acuminate ; both surfaces glabrous except for the occasionally puberulous main vein ; lateral veins prominent and reticulate on both surfaces.

Inflorescence : peduncles 1-2 cm long, collected in terminal and axillary puberulous panicles to 35 cm long ; peduncles up to 4 together serially arranged in clusters bearing heads ca. 1.5 cm in diameter of sessile flowers, each subtended by a ca. 1 mm long spathulate, concave, puberulous bract. Flowers pentamerous, cream ; calyx 2.5 mm, tubular, glabrous except for the margins ; teeth inconspicuous, 0.1-0.2 mm long ; corolla 6.5-7 mm long, tubular, glabrous except for the tip of the lobes ; lobes 1.5 mm long, ovate, acute ; stamens probably ca. 9 mm long, tube ca. 5.5 mm long slightly longer than the corolla tube ; ovary solitary, 2 mm long, stipe 3 mm long, glabrous, style ca. 11 mm long, stigma tubular.

Pod brown, chartaceous, 6-10 × 1.8-1.9 cm, oblong, flat, glabrous, dehiscing along both sutures ; valves with prominent, reticulate veins. Seeds flat, circular to obliquely ovate-cordate, 8-12 × 9-11 × 0,5 mm, bordered by a 0.5 mm wide wing ; testa brown, thin, membranaceous.

Type : *Overseer Brothers*, Australia, N. Queensland, Atherton District, Oct. 1927, fl., fr. (holo-, BRI ; iso-, K).

Distribution : Australia : N. Queensland (Endemic).

Ecology : Rain-forest at low altitudes ; alt. to 180 m.

B. **Archidendropsis** subg. **Archidendropsis**

4. **Archidendropsis oblonga** (Hemsley) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Hansemannia oblonga* Hemsley, Kew Bull. 1892 : 125.

— *Archidendron oblongum* (Hemsley) de Wit, Bull. Bot. Gard. Buitenz. 17 : 269 (1942) ; Reinwardtia 2 : 90 (1952) ; Whitmore, Guide For. Brit. Solom. Isl. : 82 (1966) ; Verdc., Man. N.G. Leg. : 246 (1979).
— *Pithecellobium carnosum* Mohlenbrock, Webbia 21 : 706, *fig. 25* (1966).

Tree up to 40(-48) m high, girth up to ca. 4 m ; bole columnar bearing plank-like buttresses up to 3 m long ; bark brown or grey, smooth or rough, fissured, with corky lenticels ; young branches terete, brownish with light circular lenticels, shortly glandular pubescent, soon glabrescent ; stipules not observed. Leaves : rachis to 9 cm long, shortly glandular puberulous, glabrescent ; petiole 1.5-5 cm long ; gland(s) 0.7-3 cm above the base and at the junctions of the pinnæ, ca. 1-1.5 mm in diameter, circular, sessile, slightly raised, flat (-concave) ; pinnæ 1-2 pairs, up to 17 cm long, glabrous, terete, not grooved ; glands at the junctions of the petiolules, 1-1.5 mm in diameter, circular, flat, sessile ; leaflets 3-5 pairs per pinnæ, opposite, chartaceous, petiolulate, petiolule 2-3 mm long (3-)8-20 × (1.7-)3-6.5 cm (ovate-elliptic) oblong ; base asymmetrically rounded to broadly cuneate, apex acute, sometimes subacuminate ; both surfaces glabrous, lateral veins prominulous above, prominent beneath, reticulate.

Inflorescence : flowers collected in solitary, axillary and terminal, erect, shortly glandular tomentose racemes up to ca. 28 cm long (incl. peduncle ca. 7 cm long) ; pedicel 3-15 mm long, in bud subtended by ca. 4 mm long, linear, puberulous, early caducous bracts. Flowers tetra- to pentamerous ; calyx ferrugineously tomentose, 5-7 mm long, deeply split in 2 lips when flowering ; corolla dull gold, 9-11 mm long, funnel-shaped, densely sericeous, lobes ca. 5 mm long, ovate to elliptic, acute ; stamens golden yellow (with a musty smell) ca. 15 mm long, tube 4-5 mm long, about equalling that of the corolla ; ovaries 3-5 per flower, sessile, densely woolly.

Pod (said to be green in fresh condition) shortly brownish tomentose, chartaceous to thinly coriaceous, up to 30 × 2.2-3 cm, straight to slightly curved, oblong, flat, constricted between the seeds, dehiscing first along the ventral suture ; valves with obscure, reticulate veins. Seeds flat, broadly reniform, ca. 27 × 20 × 2-3 mm, with a narrow marginal ca. 0.4 mm wide wing ; testa thin, membranaceous, flaking.

Type : *Comins 102,* Solomon Islands, Malaita, fl. (holo-, K ; iso-, L).

Distribution : Solomon Islands ; San Cristobal, Guadalcanal, Malaita, Kolombangara.

Ecology : Primary riverine forest, also periodically flooded forest, alluvial flats, well drained soil ; alt. sea level to 130 m.

Notes : For more detailed description of bark and wood please see Whitmore, *l.c.* This species has earlier been referred to the genus *Hansemannia* because of the racemose inflorescences, to *Archidendron* by de Wit, *l.c.* because of the pluricarpellate flowers. It is in facies close to *A. spicatum* and *Wallaceodendron celebicum.*

5. **Archidendropsis spicata** (Verdc.) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Archidendron spicatum* Verdc., Kew Bull. 32 : 229 (1977) ; Man. N.G. Leg. : 253 (1979).

Tree 30-42 m high, trunk 25 m high, 0.75-0.9 m in diameter ; bark light brown or grey-brown with prominent vertical lines of lenticels ; young branches rusty tomentose, glabrescent ; stipules not observed. Leaves : rachis 2.2-9.5 cm long, densely rusty tomentose, petiole 2.2-3 cm long, gland(s) at the junctions of the pinnæ, 1.5-2 mm in diameter, circular to triangular in circumscription, slightly raised, flat ; pinnæ 1 to 2 pairs, 11.5-16.5 cm long, densely rusty tomentose, slightly grooved dorsally ; glands at the junctions of the petiolules, 1.5 mm in diameter, ± circular, flat, slightly raised ; leaflets 4-6 pairs per pinnæ. opposite, petiolulate, petiolules 1 mm long, chartaceous, 3.5-13.5 × 1.8-5 cm, oblong ; base asymmetrically obliquely rounded to slightly subcordate ; apex obtusely acuminate ; both surfaces glabrous or the main vein slightly puberulous above ; lateral veins prominulous, reticulate.

Inflorescence : flowers collected in solitary or paired spikes in the upper leaf-axils ; spikes 15-35 cm long, puberulous, with small, inconspicuous, caducous bracts ca. 0.2 mm long, placed ca. 2 mm beneath the flower. Flowers pentamerous ; calyx pale green, 2 mm long, cup-shaped, puberulous, margins slightly undulate ; corolla white, 5-6 mm long, funnel-shaped, sericeous in the distal part, glabrous in the proximal, 2-3 mm, lobes 1.5-2.5 mm, triangular-ovate, acute ; stamens ca. 16 mm long, tube ca. 3 mm long, equalling the corolla-tube, ovary solitary, substipitate, ca. 1-1.5 mm long, villous ; style ca. 18 mm long, projecting beyond the stamens, stigma concave but only slightly widened.

Pod (not known in ripe condition) : ca. 24 × 1.6 cm, flat, with slightly raised margins, rusty tomentose. Seeds ?

Type : *Conn & Katik* in *LAE 66082*, New Guinea, Liplip-Mambi area, Subdistr. — Finschhafen — Umboi Isl., Morobe District (holo-, LAE ; iso-, A, BISH, BM, BO, BRI, CANB, E, K, L, M, NSW, PNH, QRS, SING, US).

Distribution : New Guinea ; Umboi Island ; New Britain.

Ecology : Lowland rain-forest, alt. 15-200 m.

6. **Archidendropsis sepikensis** (Verdc.) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Albizia sepikensis* Verdc., Kew Bull. 32 : 473 (1978) ; Man. N.G. Leg. : 193 (1979).
— *Albizia* " *sp.* ", Verdc., Man. N.G. Leg. : 195 (1979).

Tree to 24 m high ; trunk 18 m, 0.37 m in diameter ; bark pale whitish ; young branches densely ferrugineously tomentose, with linear light lenticels ; stipules 10-14 × 3-4 mm, oblong-lanceolate, acute, densely tomentellous, early caducous. Leaves : rachis 15-34 cm long, ferrugineously hirsute to tomentose, petiole 3.5-6 cm long ; glands at to slightly

below the junctions of the pinnæ, 1.5-3 mm in diameter/long, elliptic to circular, sessile, with raised and sharp margins ; pinnæ 6-14 pairs, (3-)5.5-13 cm long, tomentose ; glands slightly below the junctions of the pinnæ, ca. 0.6-1 mm in diameter, circular, raised, concave, sessile ; leaflets (5-)11-25 pairs per pinna, opposite, sessile, thinly chartaceous, (0.5-) 0.7-1.6 × (0.3-)0.5-0.7 cm, asymmetrically oblong to subfalcate ; base half truncate-rounded/ half cuneate ; apex asymmetrically rounded ; both surfaces glabrous except for the main vein, which is ciliate above, margins ciliate ; lateral veins prominent and reticulate on both surfaces.

Inflorescence : peduncles collected in axillary, tomentose to ferrugineously hirsute panicles at the distal leaves ; panicles up to 37 cm long, primary lateral branches up to ca. 20 cm long, peduncles ca. 2.5 cm long bearing 1.5-5.5 cm long spiciform racemes, pedicel 0.5-2 mm long, subtended by inconspicuous bracts ; flowers pentamerous, white ; calyx 2-2.5 mm long, campanulate, densely sericeous, teeth 0.5-1 mm long, triangular-deltoid, acute ; corolla 5-5.3 mm long, funnel-shaped, sericeous ; lobes 2.2-3.5 mm long, oblong-lanceolate, acute to acuminate ; stamens 14-20 mm long, tube 3-4 mm long, longer than the corolla tube ; ovary 1-2 mm, solitary, sessile to shortly stipitate, glabrous to puberulous.

Pod (not known in ripe condition) 8.5-16.5 × 2-3 cm, oblong, flat, with slightly thickened margins, gradually narrowing in the stalk ; valves with obscure, reticulate veins ; and with a few scattered hairs, glabrescent. Seeds ?

Type : *Foreman & Kumul* in *NGF 48302*, New Guinea, West Sepik District, Amanab Subdistrict (holo-, LAE ; iso-, A, BISH, BO, BRI, CANB, K, LAE, NSW, SING).

Distribution : New Guinea (endemic).

Ecology : Rain-forest on Basaltic soil (W. Irian), alt. up to 350 m.

Note : Miss Amshoff was going to describe this species under the name “ *Albizia racemosa* ” in her manuscript on New Guinea Legumes prepared during World War II. It was unfortunately never published. Verdcourt, *l.c.*, described it as *Albizia sepikensis* and based the description on the Foreman & Kumul specimen cited above. This specimen has young pods, a prolonged old inflorescence, and glabrous, substipitate ovaries, opposed to *F. de Bruyn 106* (BO) from W. Irian on which Miss Amshoff based her description and which has a young and more compact inflorescence and flowers with puberulous and sessile ovaries. These specimens might represent two different subspecies or perhaps even species, but until the pods and more flowering material have been collected I prefer to keep them within the present variable species.

7. **Archidendropsis paivana** (Fourn.) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 76 (1983).
— *Albizia paivana* Fourn., Ann. Sci. Nat., Bot. 15 : 172 (1861) ; Benth., Trans. Linn. Soc., London 30 : 558 (1875).

Distribution : Endemic to New Caledonian where three subspecies are recognized.

a. subsp. **paivana**

Type : *Vieillard 420*, " ad Tiari " (lecto-, P).

Distribution : N.W. part of New Caledonia and off-shore islands.

Ecology : Dry thickety hillsides, maquis and gallery forest on serpentine soil ; alt. sea-level to 800 m.

b. subsp. **balansæ** Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 79 (1983).

Type : *Leenhardt 459*, Poindimié (holo-, P).

Distribution : N.E. part and along the E. coast of New Caledonia.

Ecology : Recorded from gallery forest, creek sides, scrub, also on serpentine ; alt. sea-level to 400 m.

c. subsp. **tenuispica** (Harms) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 80 (1983).
— *Albizia tenuispica* Harms, Rep. nov. Spec. Regni veg. 10 : 128 (1911).

Type : *Franc 794*, " Baie Nord à Prony ", Jan. 1907, fl. (holo-, P).

Distribution : S. part of New Caledonia.

Ecology : Dense mesophytic and hygrophytic forest, also gallery forest ; alt. sea-level — 250 m.

8. **Archidendropsis fulgens** (Labill.) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 82 (1983).
— *Acacia fulgens* Labill., Sert. Austr. Caled. 2 : 68, *tab. 67* (29-31.10.1825).

Type : *Labillardière s.n.*, " Austro-Caledonia " (holo-, FI ; iso-, BM, K, P).

Distribution : Endemic to N.E. part of New Caledonia.

Ecology : Recorded from mesophytic and humid forest on shales, also mica-shales ; along borders of creeks ; alt. 10-650 m.

Notes : The horticulturalist William Anderson collected the first specimen of this species, when James Cook visited New Caledonia in 1774. This is also the oldest collection of the genus.

9. **Archidendropsis glandulosa** (Guillaumin) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 86 (1983).
— *Albizia glandulosa* Guillaumin, Bull. Soc. Bot. Fr. 83 : 313 (1936).

Type : *Balansa 320*, New Caledonia, " Rives de la Dombéa au-dessus de Koé " (holo-, P ; iso-, A, K).

Distribution : Endemic to New Caledonia.

Ecology : Rocky woodlands, maquis, gallery forest on serpentine soil ; alt. sea-level to 600 m.

10. **Archidendropsis granulosa** (Labill.) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 89 (1983).
— *Acacia granulosa* Labill., Sert. Aust. Caled., pars post. : 67, *fig. 66* (1825).

Type : *Labillardière s.n.*, New Caledonia (holo-, FI, not seen).

Distribution : Endemic to New Caledonia, Ile des Pins and Maré.

Ecology : Recorded from hygrophytic and mesophytic forest, from littoral forest and gallery forest ; serpentine soil and Cretassic shales ; alt. sea-level to 900 m but most records are from 0-300-400 m.

11. **Archidendropsis lentiscifolia** (Benth.) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 93 (1983).
— *Albizia lentiscifolia* Benth., Trans. Linn. Soc., London 30 : 559 (1875).

Type : *Vieillard 2515*, New Caledonia, " pied des montagnes à Gatope " (holo-, K ; iso-, G, NY, P).

Distribution : Endemic to the N. part of New Caledonia.

Ecology : Recorded from scrubby vegetation on rocky and alluvial, serpentine soil, in ravines and at borders of creeks ; alt. 5-700 m, but most records from low altitudes.

12. **Archidendropsis macradenia** (Harms) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 96 (1983).
— *Albizia macradenia* Harms, Repert. nov. Spec. Regni veg. 10 : 128 (1911).

Type : *Franc 618*, sér. A, " à Dumbéa , 300 m, Nov. 1906 " (holo-, P ; iso-, BM, G, GH, NY).

Distribution : Endemic to the S. part of New Caledonia.

Ecology : Recorded from maquis on serpentine soil, also in gallery forest ; one record from peridotite and ferrugineous andesite ; alt. 5-800 m.

13. **Archidendropsis streptocarpa** (Fourn.) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 99 (1983).
— *Albizia ? streptocarpa* Fourn., Bull. Soc. Bot. Fr. 12 : 399 (1865).

Type : *Vieillard 418*, New Caledonia, " Arbre montagne de Balade " (holo-, P).

Distribution : Endemic to New Caledonia.

Ecology : Recorded from humid, montane forest on shales, often on ridges, but also recorded from gallery forest at lower altitude ; alt. 10-800 m, most collections from 100-600 m.

14. **Archidendropsis fournieri** (Vieill.) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 70 (1983).
— *Albizia fournieri* Vieill., Bull. Soc. Linn. Norm. 9 : 341 (1863-64).

a. var. **fournieri**

Type : *Vieillard 427*, New Caledonia, " arbre bois des montagnes, Balade " (holo-, P).

Distribution : Endemic to New Caledonia.

Ecology : Gallery forest, humid ravines, on alluvial and clayey soil derived from shales, also on calcareous soil ; alt. up to 500 m.

b. var. **auriculata** (Charpentier ex Fourn.) Nielsen

Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances 12 : 73 (1983).
— *Albizia auriculata* Fourn., Bull. Soc. Bot. Fr. 12 : 400 (1865).

Type : *Charpentier s.n., legit Pancher*, New Caledonia (holo-, G).

Distribution : Endemic to New Caledonia.

Ecology : Gallery forest on shales and serpentine rocks ; alt. up to 700 m.

WALLACEODENDRON Koorders

Meded. Lands Plantentuin 19 : 446, 630 (1898) ; Nielsen in Polhill & Raven (eds.), Advances in Leg. Syst. : 186 (1981).

Unarmed tree ; stipules not observed ; leaves bipinnate, rachis and pinnæ with extra-floral nectaries ; leaflets opposite.

Inflorescence of axillary, pedunculate racemes in the upper leaf-axils ; flowers uniform, bisexual, subtended by ca. 2 mm long, triangular, early caducous bracts, pentamerous ; calyx gamosepalous, valvate ; corolla gamopetalous, valvate ; stamens numerous, united into a tube at the base, staminal tube and corolla tube shortly united at the base ; ovary solitary.

Pod woody, flat, straight to slightly curved, tardily dehiscent, not segmented, not reddish inside ; exocarp thin, crustaceous, mesocarp woody, endocarp chartaceous loosening and at the dehiscence forming small closed envelopes around each seed. Seeds flattened, circular, unwinged, with pleurogram, without aril ; testa a thick sclero-testa ; endosperm absent ; cotyledons large.

Type-species : *Wallaceodendron celebicum* Koord.

Pollen : Sexine/Nexine ratio : 2.8. Numerous tectal channels (40-60/100 μm^2) of small (0.3 μm) diam. ; channels non-isometric. Exine very thick (Sexine : 4.5 μm-Nexine 1.6 μm). Pore diam. 7-10 μm. Surface fossulate or more or less regularly organized in areoles.

Discussion : A monotypic genus defined mainly by its peculiar pod characters. It is related to *Archidendropsis* (*A. solomonensis*, *A. spicata*) having similar vegetative habit and inflorescence morphology and to *Serianthes* having woody, but tardily dehiscent pods. Pollen morphologically it is very close to *Archidendron* ser. *Bellæ* and ser. *Archidendron.* Wood anatomically it is related to *Archidendropsis oblonga* and to a lesser degree to *Archidendropsis granulosa.*

Wallaceodendron celebicum Koorders

Meded. Lands Plantentuin 19 : 446, 631 (1898) ; Suppl. Cel. 1 : 3-6 ; *tab. 1a-1b* (1918) ; Gilg in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam., Nachtr. II : 30 (1900) ; Merrill, Philip. Bur. For. Bull. 1 : 23 (1903) ; Philip. J. Sci., Bot. 3 : 409 (1908) ; 5 : 26 (1910) ; En. Philip. 2 : 245 (1923) ; Perk., Fragm. Fl. Philip. : 5 (1904-5).
— *Pithecellobium williamsii* Elmer, Leaflets Philip. Bot. 1 : 223 (1907) ; type : *Elmer 8833*, Philippines, Luzon (holo-, NY ; iso-, A, BO, L).

Tree up to 45 m high ; bole erect up to 31 m high, and 1.6 m in diameter, sometimes buttressed at the base ; bark reddish brown or grey, roughened with numerous lenticels ; branchlets terete, brownish, in ultimate parts tomentose, but very soon glabrescent, dotted by numerous light brown lenticels. Stipules not observed. Leaves : rachis (1.5-)6-13 cm, sulcate in the distal part and there puberulous ; petiole (0.7-)1.7-5.5 cm long ; glands at the junctions of the pinnæ, 1-1.5 mm in diameter, elliptic to circular, raised, convex, pinnæ 2-3 pairs, opposite, sulcate, faintly puberulous, glabrescent, (2-)3.5-10.5 cm long ; glands at the junctions of all the leaflets to the distal pair only, 0.5-1 mm in diameter, similar to the rachis glands ; two smaller glands just above the pulvinous of the pinnæ ; leaflets rigidly chartaceous, petiolulate, 3-6 pairs per pinna, 1.2-8 × (0.7-)1-4.2 cm, ovate-elliptical, elliptical, obovate-elliptical to lanceolate-subtrapezoid, unequal-sided ; base symmetrically or asymmetrically cuneate, apex obtuse, shortly acuminate ; main vein central

or nearly so, lateral veins prominulous above and prominent and reticulate beneath ; both surfaces glabrous or the main vein puberulous.



Pl. 8. — Known distribution of **Wallaceodendron celebicum** Koorders.

Inflorescence : racemes solitary or paired (7-)10-23 cm long including the 5-16 cm long peduncle ; pedicels 0.6-1.2 cm long ; bracts ca. 2 mm long, triangular. Calyx rusty brown, (2-)3-5 mm long, cup-shaped, shortly tomentellous, margin inconspicuously toothed. Corolla light brown outside, white inside, (7.5-)12-16.5(-19) cm long, funnel-shaped, densely tomentose ; lobes (4-)5-9 mm long, triangular ovate to ovate-oblong, acute, reflexed. Stamens 3-4.5 cm long, white with sulphurous anthers ; tube 9-15 mm long. Ovary 1, densely tomentose to woolly, ca. 3-5 mm long ; stipe ca. 1-5 mm long.

Pod densely ferrugineously puberulous to tomentose when young, glabrescent, 9.5-20 × 2.5-4 cm, flat, with thickened margins, tardily dehiscent along both sutures ; valves with prominulous transverse veins along both sutures. Seeds brown, suborbicular, flat, ca. 13 mm in diameter and up to 2 mm thick ; areole ca. 10 mm in diameter with pleurogram parallel to the margin of the seed open towards the hilum ; funicle ca. 15 mm long.

Lectotype : *Koorders 29481*, Celebes, Menado (BO ; iso-, L).

Distribution : N. Celebes and the Philippines. — Pl. 8.

Ecology : Recorded from primary forest and sea-shore ; alt. up to 800 m.

Vernacular names : (Please see Merrill (1923) for the Philippine names) ; Celebes : Kajoe latoelo, Kajoe besi Papaea, Manoewek, Watoe-line (Belang).

Uses : According to Foxworthy (Philip. J. Sci., Bot. 2 : 376, 1907) the wood is moderately heavy and moderately hard with a specific gravity of 0.525. It is golden brown, with fine grain similar to *Albizia acle*. It is used for fine furniture and cabinet work, light construction, flooring, interior finish, siding, bancas, outriggers, telegraph poles ; recommended for railroad ties.

Note : Koorders (1898) did not mention any type specimen but cited the specimens and gave a good drawing later on (1918). The material of the Koorders collection at Bogor is rather fragmentary. There are not sheets with both fruits and flowers. The following numbers were studied : *Koorders 17536*, *17537*, *17538*, *17553*, *29481*, all from Menado, Sulawesi. No. *29481* has flowers, which are shown on a drawing attached to the sheet, too. It has a branch and some fragmented leaves. It is accordingly selected as type.

PARASERIANTHES Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Albizia* § 2 *Lophantha* Miq., Fl. Ind. Bat. 1 : 29 (1855).
— *Albizia* sect. *Lophantha* (Miq.) Fourn., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 4, 15 : 172 (1861) ; Kanis, Brunonia 2 (2) : 291 (1980).
— *Albizia* sect. *Lophantha* ser. *Pachyspermæ* Benth., Trans. Linn. Soc., London 30 : 559 (1875).
— *Albizia* sect. *Pachyspermæ* (Benth.) Fosberg, Reinwardtia 7 : 74 (1965), *p.p.*
— " *Gen. A* ", Nielsen in Polhill & Raven (eds.), Advances in Leg. Syst. : 184 (1981).

Type-species : *Paraserianthes lophantha* (Willd.) Nielsen (= *Acacia lophantha* Willd. ; *Albizia lophantha* (Willd.) Benth.).

Unarmed trees or shrubs ; stipules linear or filiform, caducous ; not spinescent ; leaves bipinnate, rachis and pinnæ with extrafloral nectaries ; leaflets opposite.

Inflorescence of pedunculate spikes or racemes, which are axillary, spikes sometimes arranged in panicles at the distal leaves ; flowers of the same part-inflorescence uniform,

bisexual, subtended by bracts, pentamerous ; calyx gamosepalous, valvate ; corolla gamopetalous, valvate ; stamens numerous, united into a tube at the base ; anthers quadrangular, minute, opening by two slits ; ovary solitary.

Pods chartaceous, flat, straight, not segmented, not reddish inside, the endocarp not forming envelopes around each seed, dehiscent along both sutures. Seeds subcircular-elliptical to oblong, flat to convex, with pleurogram, without aril, with a thick sclerified exotesta, unwinged ; endosperm absent, cotyledons large.

Seedlings : Known in two species, *P. lophantha* subsp. *montana*, which has a simply pinnate first eophyll, following leaves twice pinnate ; and in *P. falcataria*, which has twice pinnate and opposite eophylls. In both cases the germination is epigeal (D. Burger Hzn., 1972).

Pollen : Sexine/Nexine ratio : 1.3. Few tectal channels (10-25/100 μm^2). Pore diam. : 4-6 μm ; channels isometric. Nexine comparatively thick (1.5 μm in all species). Infrageneric variations : costæ in *P. lophantha*, 16 + 20 celled polyads in *P. toona* (in the same sample) ; raised areoles in *P. pullenii*.

In this genus the pollen characters are sufficiently divergent to allow a specific identification. But the genus is distinct having a thin exine and thick nexine. Pollen morphologically the genus is related to *Serianthes minahassæ* (few tectal channels), to *Albizia*, and to *Archidendropsis* subg. *Basaltica*. In *P. lophantha* costæ are found. They do not occur in the other genera studied here but occur again in several species of *Albizia*.

Key to the species

1. Flowers collected in solitary, axillary racemes ; pollen with costæ (pores surrounded by distinct thickenings) (A. Sect. *Paraserianthes*) .... 1. *P. lophantha*
  1a. Young branches puberulous to tomentellous, rachis of leaves acuminate, inflorescence-bracts ca. 1 mm long, spoon-shaped .... 1a. subsp. *lophantha*
  1a′. Young branches densely coarsely rusty tomentose to woolly ; rachis of leaves not acuminate ; inflorescence-bracts 3.5-7 mm long, ovate to linear lanceolate. 1b. subsp. *montana*
    1b. Stipules 0.5-1.7 cm long, subcordate, triangular or semiovate-lanceolate .... 1b.a. var. *montana*
    1b′. Stipules 0.2-0.3 cm long, triangular-ovate .... 1b.b. var. *kostermansii*

1′. Flowers in paniculate racemes ; pollen without costæ (B. Sect. *Falcataria*).
  2. Leaflets oblong to trapezoid, 20-60 × 8-25 mm, obtuse .... 2. *P. pullenii*
  2′. Leaflets oblong (-falcate) to linear, 3-17 × 1-6 mm (obtuse-) broadly acute to cuspidate.
    3. Leaflets 1-1.5 mm broad, oblong-linear, broadly acute, main vein not parallel to the front margin, corolla subcampanulate to tubular, glabrous in the proximal part, puberulous at the apex of the lobes ; pod unwinged .... 3. *P. toona*
    3′. Leaflets (2-)3.2-6 mm broad, oblong-falcate, (obtuse-) sharply acute (-cuspidate), main vein parallel to the front margin, corolla funnel-shaped, sericeous all over ; pod winged along the ventral suture .... 4. *P. falcataria*
      3′a. Leaf-rachis puberulous to densely tomentose, pods puberulous, glabrescent ; petiolar gland 2-7(-9) mm long/diameter, raised.
        3′b. Main vein of leaflets removed (2/7-)1/5-1/7 of the width of the leaflet from the front margin ; lateral veins inconspicuous to prominulous beneath .... 4a. subsp. *falcataria*

3′b′. Main vein of leaflets 1/3-1/4 of the width of the leaflets from the front margin; lateral veins prominulous beneath .... 4b. subsp. *solomonensis*

3′a′. Leaf-rachis woolly, flocculose, pods very densely puberulous to tomentose, not or very tardily glabrescent; petiolar gland 1-2 mm in diameter, hardly raised .... 4c. subsp. *fulva*

A. Sect. **Paraserianthes**

Flowers collected in solitary, axillary racemes; pollen with costæ (pores surrounded by distinct thickenings).

1. **Paraserianthes lophantha** (Willd.) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 326 (1983).
— *Acacia lophantha* Willd., Sp. Pl. 4 : 1070 (1806); DC., Prod. 2 : 457 (1825).
— *Mimosa lophantha* Pers., Syn. Pl. 2 : 264 (1807).
— *Albizia lophantha* (Willd.) Benth., London J. Bot. 3 : 86 (1844); Fl. Austral. 2 : 421 (1864); Trans. Linn. Soc., London 30 : 559 (1875); Fourn., Ann. Sci. Nat., Bot. 15 : 175 (1861); F. v. Muell., J. Bot. 10 : 9 (1872); Back. & Bakh. f., Fl. Java 1 : 552 (1963); Steen., Mount. Fl. Java, *pl. 26-4* (1972); Bot. Journ. Linn. Soc. 79 (2) : 139, *fig. 23* (1979).
— *Mimosa distachya* Vent., Descr. Pl. Nouv. Jard. J.M. Cels 5 : 20 (1800), *non* Cav. 1795; type : not localized.
— *Albizia distachya* (Vent. *non* Cav.) MacBr., Contr. Gray Herb. 59 : 3 (1919).
— *Mimosa elegans* Andrews, Bot. Repos. 9 : t. 563 (1809).
— *Acacia insignis* Hoffmannsegg, Verz. Pflanzenkultur : 159 (1824).

1a. subsp. **lophantha**

Shrub to medium-sized, spreading tree up to ca. 8 m high; branchlets terete, but ridged by decurrent ridges from the leaves, densely puberulous to tomentellous in the distal parts, glabrescent; stipules 2 mm long, linear, broadest at the base, acute, puberulous, caducous. Leaves : rachis 12-23 cm long, sulcate on the adaxial side, densely puberulous, with some glandular hairs too, acuminate, petiole 3-7.3 cm, gland 1.5-3.7 cm above the base and at the junctions of the 1-2 distal pairs of pinnæ; petiolar gland 1-4 (-5.5) mm, elliptic to oblong, raised, flat (when active), distal glands small, circular; pinnæ opposite, 8-13 pairs (3-)5-12 cm long, puberulous, glands at the junctions of the 1-2 distal pairs of leaflets (sometimes absent), ca. 0.1 mm in diameter, circular, flat; leaflets opposite, sessile, chartaceous, 15-40 pairs per pinna, (4-)5-10 × (1.1-)1.5-3 mm, oblong, base asymmetrically truncate; apex acute, mucronulate; upper surface glabrous, lower glabrous or with adpressed hairs especially above the main vein; main vein starting at and diverging from the front margin, 2 accessory, prominulous veins starting from the same point.

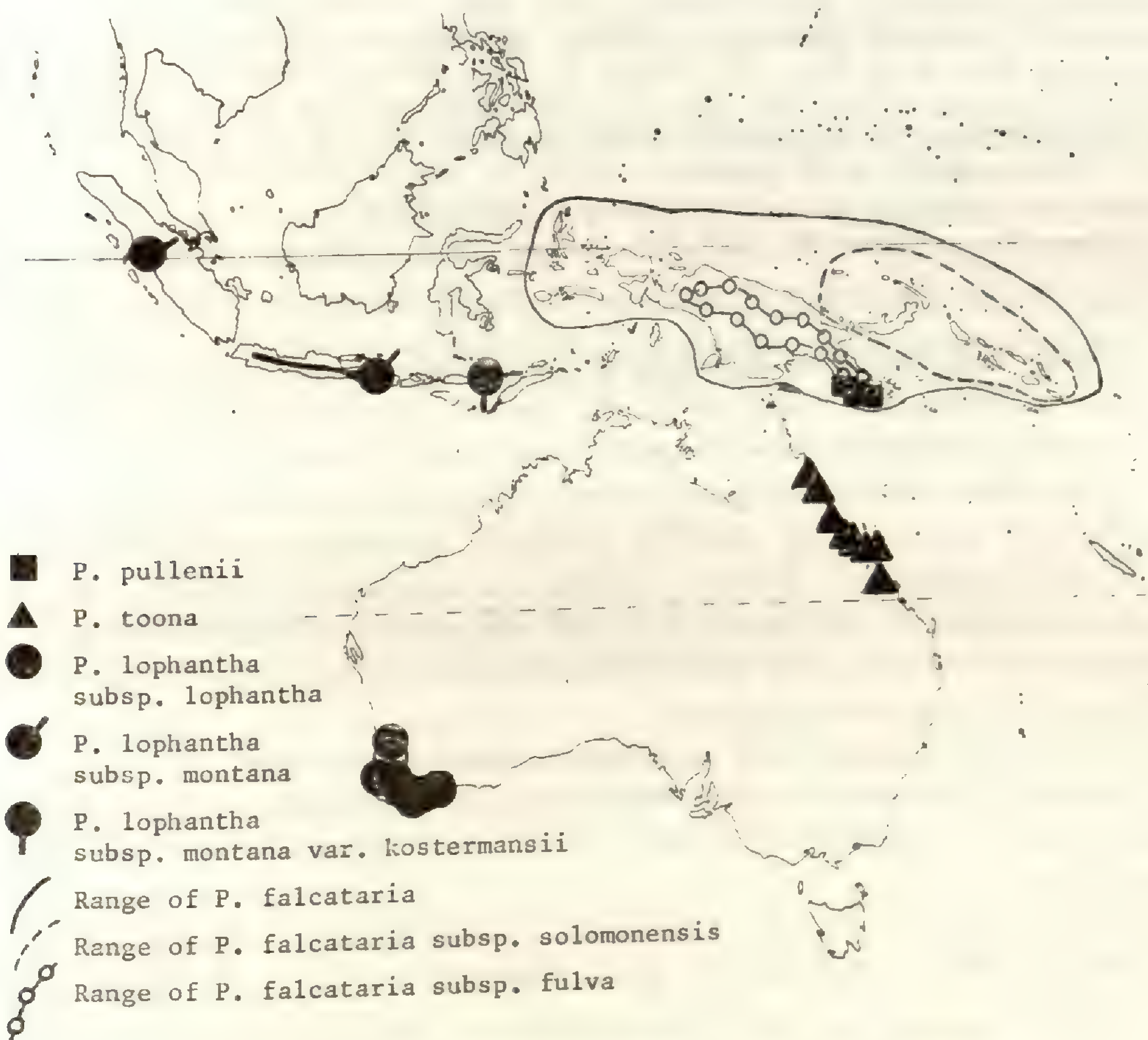
Inflorescences of pedunculate racemes in the axils of the distal leaves; racemes often paired 5.5-7.5 cm long (incl. peduncle ca. 2 cm long), densely puberulous with ca. 1 mm long, scarious, spoon-shaped, early caducous bracts, subtending the pedicellate flowers, pedicel 2-3 mm long. Flowers creamy. Calyx 2-3 mm long, narrowly cup-shaped, sericeous; teeth 0.7-1 mm long, triangular, acute. Corolla 4.5-7 mm long, funnel-shaped,

sericeous ; lobes (1-)1.5-2.5 mm long, ovate, acute. Stamens up to 20 mm long, tube (2-)3-5 mm long, shorter than the corolla tube. Ovary 4-4.5 mm long, glabrous, shortly stipitate or subsessile, stipe up to 2 mm long.

Pod yellowish to reddish, 9-12 × 1.6-2.4 cm, oblong, often with sinuate margins, glabrous, bullate over the seeds, with finely reticulate transverse veins, epicarp thin, membranaceous ; endocarp chartaceous, margins unwinged slightly raised. Seeds black, 6-8.5 × 4.5-5.5 mm, broadly elliptic, 3-4 mm thick, convex, areole 5-6.5 × ca. 3 mm, elliptic, open towards the hilum.

Lectotype : *s. coll.*, *s.n.*, " Habitat in Novæ Hollandiæ Littoribus occidentalis ", fl. (B-W).

Distribution : S.W. Australia, but cultivated throughout the tropics and the subtropics. — Pl. 9.



Pl. 9. — Known distribution of **Paraserianthes** Nielsen.

Ecology : In " Karri-forest " along roadsides, on seashore, sandy and lateritic soil, but ecological notes very sparse on specimens studied.

NOTES : FOSBERG (*l.c.* : 76) cited no type for this species, but mentioned that WILLDENOW and PERSSON cited the latter homonym, *Mimosa distachya* Vent. *non* Cav. in synonomy and that the type of *Mimosa distachya* Vent. *non* Cav. if found should be considered to be that of both *Acacia lophantha* Willd. and *Mimosa lophantha* Pers. The specimen in the WILLDENOW herbarium cited above is in flower, bears the handwriting of WILLDENOW and must be the type, as *Mimosa distachya* Vent. is an illegal name.

FOSBERG included *Acacia lophanthoides* DC. (Prod. 2 : 457, 1825) in the synonomy of this species. This was based on a BERTERO-collection from Jamaica (G-DC), which is sterile and has oblong, elliptic, broadly rounded leaflets a character out of place in this species.

1b. subsp. **montana** (Junghuhn) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).

1b.a. var. **montana**

— *Acacia montana* JUNGHUHN, Nat. Tijdschr. Ned. Ind. 5 : 626 (1842).
— *Inga montana* (JUNGHUHN) JUNGHUHN, Topog. & Natuurw. Reisen : 288, 305 (1845).
— *Albizia montana* BENTH. in MIQ., Pl. Jungh. 1 : 267 (1851) ; Trans. Linn. Soc., London 30 : 560 (1875) ; FOURN., Ann. Sci. Nat., Bot. 15 : 174 (1861) ; KOORD. & VAL., Bijdr. 1 : 292 (1894) ; KOORD., Exk. Fl. Java 2 : 357 (1912) ; Atlas Baumart. : *fig. 9* (1913) ; Fl. Tjib. : 109 (1923) ; FOSBERG, Reinwardtia 7 : 77 (1965).
— *A. lophantha* var. *montana* Hochr., Candollea 2 : 373 (1925).
— *A. benthamiana* BL. ex MIQ., Fl. Ind. Bat. 1 : 30 (1855) ; FOURN., Ann. Sci. Nat., Bot. 15 : 174 (1861).

Close to subsp. *lophantha* but differing in the following aspects : Shrub or tree to 10 m high and 0.3 m in diameter ; bark on trunk smooth grey-green, lenticellate ; branchlets terete but ridged by decurrent ridges from the leaf-bases, densely coarsely rusty, tomentose to woolly, by an often flocculent indumentum, somewhat glabrescent but never totally so ; stipules 0.5-ca. 1.7 cm long, slightly caudate, subcordate-triangular — semiovate-lanceolate, densely tomentose. Leaves : rachis not acuminate, densely rusty tomentose ; leaflets obtuse-mucronulate to acute, surfaces adpressed puberulous to sericeous, most often nearly quite glabrescent, but with scattered hairs on the lower leaflet surface ; lower leaflet surface with 1-3 accessory veins.

Spikes 5.2-11(-18) cm long (incl. peduncle), densely tomentose to woolly ; bracts 3.5-7 mm long, ovate to linear-lanceolate and acuminate, concave, early caducous, pedicel 0-1 mm long. Calyx 1.5-3 mm. Corolla 4.5-6(-8) mm. Stamens 10-15 mm long. Ovary 2 mm long, sessile.

Pod red-brown 5.5-9.5(-11) × 1.4-2.6 cm. Seeds 5.5-7 × 3.5-4.5 × 2 mm, elliptic (— nearly elliptic), flat ; areole 4.5 × 2.5-3, elliptic.

TYPE : *Junghuhn s.n.*, Java, Mt. Tjeremai (holo-, L ; iso-, L).

DISTRIBUTION : Sumatra, Java, Bali.

ECOLOGY : Light montane forest, elphin forest, grassy plains, often used for reafforestation, often on crater-slopes ; recorded from an altitude of 600 m but most records are from 1500-3265 m on stony, open places ; shade intolerant.

NOTE : According to VAN STEENIS (*l.c.*) the trees fruit at a young age (5-6 years), but then gradually decay because of the rust fungus *Uromycladium tepperianum.* The seeds, which have a hard, thick seedcoat germinates after the influence of fire or acids from the solfataras. This results in single dominant groves after the fires (cf. VAN STEENIS, *l.c.*).

VERNACULAR NAME : Kemlandingan gunung (Java).

1.b.b. var. **kostermansii** (Fosberg) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).
— *Albizia montana* (JUNGHUHN) BENTH. var. *kostermansii* FOSB., Reinwardtia 7 : 79 (1965).

Differs from subsp. *montana* with whom it is closely related in the following aspects : Stipules triangular-ovate, 2-3 mm long ; calyx 1.5 mm long ; corolla 4-4.5 mm long.

TYPE : *Jaag 1517*, Flores : Keli Mutu, 1400 m (holo-, L).

DISTRIBUTION : Lesser Sunda Islands : Flores ; alt. 1400-1525 m. — Pl. 9.

NOTES : This entity hardly deserves varietal rank as it in all characters except that of the stipules falls within the range of subsp. *montana* from Java.

I follow VAN STEENIS, *l.c.* and BACKER & BAKHUIZEN in regarding this entity as conspecific with *A. lophantha* from S.W. Australia. FOSBERG (*l.c.* : 78), kept it distinct because of the indumentum, the persistent bracts, a supposedly different leaflet-veination, longer racemes, larger bracts and many-seeded pods. Comparing the Australian and the Indonesian collections of this species the following differences were observed.

1 subsp. *lophantha*	2 subsp. *montana*	3 var. *kostermansii*
Young branches puberulous to tomentellous.	Young branches densely coarsely rusty tomentose to woolly.	as 2
Stipules 0.2 cm, linear.	Stipules 0.5-1.7 cm, triangular to semiovate-lanceolate.	Stipules 0.2-0.3 cm, triangular-ovate.
Leaf-rachis acuminate.	Leaf-rachis not acuminate.	as 2
Leaflets with 2 accessory veins.	Leaflets with 1-3 accessory veins.	as 2
Bracts of inflorescence ca. 1 mm long, spoon-shaped.	Bracts of inflorescence 3.5-7 mm, ovate to linear-lanceolate, acuminate.	as 2

All other characters are overlapping (e.g. dimensions of flowers and pods). It is, of course, a matter of taste how to treat geographically widely separated populations as the Javanese entity keys out quite easily. But lacking experimental evidence and fearing the consequences of a splitting if the same criteria have to be applied to other variable

species (ex. *Archidendron clypearia* and *Albizia saponaria*), I have reduced *A. montana* to subspecific rank.

B. Sect. **Falcataria** Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).

Type-species : *Paraserianthes falcataria* (L.) Nielsen.

Flowers in paniculate racemes or spikes ; pollen without costæ.

2. **Paraserianthes pullenii** (Verdc.) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).
— *Albizia pullenii* Verdc., Kew Bull. 33 (3) : 408 (1979) ; Man. N.G. Leg. : 188 (1979).

Type : *Paijmans 747*, Papua, Central distr., Rigo subdistr., near Kvikila (holo-, CANB ; iso-, LAE).

Distribution : Endemic to Papua New Guinea. — Pl. 9.

Ecology : Hill rain-forest on shallow stony soil or gravelly sandy clay ; alt. 66-120 m.

Note : The inflorescence, the pollen characters and the general facies of this species strongly suggest a close relationship to *P. falcataria* although a mature pod is needed to establish its generic relationship with certainty.

3. **Paraserianthes toona** (Bailey) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).
— *Albizia toona* Bailey, Syn. Queensl. Fl., 1. Suppl. : 18 (1886) ; Queensl. Woods : 50 (1888) ; Catal. Pl. Queensl. : 15 (1890) ; Queensl. Woods : 59 (1899) ; Queensl. Fl. 2 : 517 (1900) ; Compreh. Cat. : 164, *fig. 132* (1913) ; Domin, Bibliotheca Botanica 3 : 830 (1926) ; Francis, Austral. Rainf. Trees : 418 (1951).

Tree up to 20 m high and often over 1 m in diameter ; bark on trunk greyish ; branchlets brownish, lenticellate, tomentose in the distal parts, glabrescent ; stipules not observed. Leaves : rachis 9-37 cm long, densely pubescent above, glabrous beneath, slightly sulcate ; petiole 1.5-5 cm, gland 0.3-1.5 cm above the base, in young leaves 1.5-3 mm, circular to broadly elliptic, usually depressed, sessile ; in old leaves up to 4.5 mm long, raised, broadly elliptic, concave, similar gland at the junctions of the distal pair of pinnæ ; pinnæ 14-26 pairs, opposite to alternate, (1-)3-14 cm, puberulous, with 1-2, small, inconspicuous, circular glands below the junctions of the proximal pair of leaflets ; leaflets opposite, sessile, chartaceous (12-)30-75 pairs per pinna, 3-8.5 × 1-1.5 mm, oblong-linear ; base very asymmetrically obliquely truncate, apex broadly acute ; both surfaces glabrous to faintly pube-

rulous, margins occasionally ciliate ; main vein starting from the front margin running subdiagonally towards the apex, lateral veins inconspicuous to prominulous beneath.

Inflorescences of pedunculate spikes collected in tomentose panicles at the distal leaves ; panicle up to ca. 10 cm long, primary branches up to 8 cm long, spikes 1.5-2.4 cm long, bearing flowers in the distal half ; bracts less than 0.1 mm high, scarious. Flowers sessile to inconspicuously pedicellate, pentamerous, very light yellow. Calyx 3-3.5 mm, subtubular to subcampanulate, faintly puberulous, deeply unilaterally divided or split on two sides ; teeth irregular 0.1-0.5 mm, triangular-ovate, acute to obtuse. Corolla 5-6 mm, subcampanulate to tubular, glabrous in the proximal part ; lobes 1.5-2 mm, ovate to oblong, acute, puberulous especially at the apex. Stamens ca. 8-11 mm, tube 4-5 mm, equalling or exceeding the corolla tube. Ovaries 1(-2) substipitate, glabrous, ca. 1 mm long.

Pod reddish brown, chartaceous, flat, 11.5-12.5 × 1.2-1.8 cm, oblong with sinuate margins, dehiscent along both sutures ; valves glabrous (with a dense cover of glandular hairs when young, see note), with prominent, reticulate veins and only slightly raised margins. Seeds brown, 8-9 × 8-9 mm, subcircular, broadest in the distal part, flat ; areole 5.5 × 6 mm, open towards the hilum with pleurogram parallel to the margins.

Lectotype : *Bailey s.n.*, Queensland, Bowen (BRI).

Distribution : Endemic to Queensland Australia. — Pl. 9.

Ecology : Recorded from *Eucalyptus* and *Tristania* woodland ; dry rain-forest ; slopes behind the mangrove ; said to be locally common ; alt. up to 500 m.

Notes : Through the courtesy of Mr. L. Pedley, Queensland Herbarium (BRI) I have been able to typify this species, which was not typified by F. M. Bailey, *l.c.* Bailey noted that it came from " MacKay, Bowen, Endeavour River and other parts of tropical Queensland " describing the species in fruit. The Bailey specimen cited above comes from Bowen and has Bailey's handwritten manuscript description attached to the sheet. It is accordingly selected as type.

Fosberg (Reinwardtia 7 : 71-90, 1965) overlooked this species in his revision of *Albizia* sect. *Pachyspermæ* (= *A.* sect. *Lophantha*). *Hyland 2468 R.F.K.* from S.F.R. 144, Mt. Spurgeon has a juvenile, narrowly winged pod, which is covered by sessile glands, a character I have not observed in other specimens. According to Mr. Pedley it has brown heart-wood and has been found in several additional collections, but unfortunately not yet in flower, as it may deserve subspecific or specific rank. *Hyland 2314*, Windsor Tableland, N.E. of Mt. Carbine belongs here too.

4. **Paraserianthes falcataria** (L.) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).
— *Adenanthera falcataria* L., Sp. Pl., ed. 2 : 550 (1762).
— *Albizia falcataria* (L.) Fosberg, Reinwardtia 7 : 88 (1965) ; Verdc., Man. N.G. Legum. : 182 (1979) ; Kosterm., Ceyl. J. Sci. (Biol. Sci.) 13 (1-2) : 256 (1979) ; Rev. Handb. Fl. Ceylon 1 : 503 (1980).

— *A. moluccana* Miq., Fl. Ind. Bot. 1 : 26 (1855) ; Koord., Meded. Lands Plantentuin 19 : 419 (1898) ; Exk. Fl. Java 2 : 358 (1912) ; Atlas Baumart. 1 : *fig. 8* (1913) ; Gibbs, Arfak : 211 (1917) ; type : " Poön Sikat der inlanders " Banda (holo-, L).
— *A. fulva* Lane-Poole, Rep. For. Res. Terr. Papua N. Guinea : 91 (1925) ; White & Francis, Proc. Roy. Soc. Queensl. 38 : 250 (1927) ; Fosberg, Reinwardtia 7 : 86 (1965) ; Verdc., Man. N.G. Legum. : 184 (1979) ; type : *Lane-Poole 263*, New Guinea, trail from Kokoda to the Gap (holo-, BRI ; iso-, K), *syn. nov.*
— *A. eymæ* Fosberg, Reinwardtia 7 : 87 (1965) ; type : *Eyma 5438*, New Guinea, W. Irian, Wissel Lake region (holo-, BO ; iso-, K, L).
— *Albizia falcata* sensu Backer, Voorl. Schoolfl. Java : 109 (1908) ; Schoolfl. Java : 437 (1911) ; Bekn. Fl. Java, ed. 5 : 10 (1940) ; Back. & Bakh. f., Fl. Java 1 : 553 (1963) ; Merr., Int. Rumph. : 249 (1917) ; Merr. & Perry, Journ. Arn. Arb. 23 : 395 (1942) ; Whitmore, Guide For. Brit. Solom. Isl. For. Rec. 2 : 81 (1966) ; Treefl. Mal. 1 : 277, *figs. 2, 13* (1972) ; Burk., Dict. (ed. 2) : 85 (1966).

Type : *Clypearia alba* Rumphius, Herb. Amb. 3 : 176, *tab. 111* (1743).

For further notes on the nomenclature of this species please see Kostermans (1979 : 256).

Distribution : Moluccas, New Guinea, The Bismarck Archipelago and the Solomon Islands. — Pl. 9, 10.

Ecology : Recorded from both primary and especially from secondary rain-forest, often on river flood terraces ; alt. sea-level to ca. 2300 m.

Uses : Cultivated in the tropics. Often used in reforrestation as it grows extremely quickly (cf. Trop. Legumes : Resources for the Future, National Academy of Sciences, Washington DC., 1979 : 173-177). The wood is soft and used as a substitute for pine. The bark can be stripped off and used for packing purposes. It is also used for canoes. Extensively planted as shade tree.

Notes : For a general description of this species, please see Fosberg, *l.c.* and Verdcourt, *l.c.* In the present treatment three subspecies are recognized.

4a. subsp. **falcataria**

Branchlets terete, slightly ridged by decurrent ridges from the leaf scars ; young parts of branches, inflorescence, leaf-rachis and pinnæ puberulous to tomentose ; petiolar gland below the proximal pair of pinnæ 2-7(-9) mm, elliptical to obtriangular, often raised and widened in the distal part ; leaflets (4-)6-15 × (2-)2.5-6 mm, main vein removed (2/7-)1/5-1/7 of the width of the leaflet from the front margin, lateral veins inconspicuous to prominulous beneath; main vein and margin not setose ; calyx 1.5-2.7(-3) mm ; corolla (4-)5-6.5 mm ; pod 7.5-10.5 × (1.3-)1.5-1.7 cm, puberulous, glabrescent, yellowish, wing 0.1-0.3 cm.

Distribution : Moluccas and New Guinea ; alt. sea-level to 1600 m. Widely cultivated. — Pl. 10.



Pl. 10. — Known distribution of **Paraserianthes falcataria** (L.) Nielsen. Black arrows indicating transitional forms subsp. **falcataria** — subsp. **fulva**. White arrows indicating transitional forms subsp, **falcataria** — subsp. **solomonensis**.

4b. subsp. **solomonensis** Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).

Differs from subsp. *falcataria* in the following points : main vein of leaflets removed 1/4-1/3 of the width of the leaflet from the front margin ; rachis of leaves often very densely tomentose.

Branchlets terete, slightly ridged by decurrent ridges from the leaf-scars ; young parts of branches, inflorescence, leaf-rachis and pinnæ, puberulous to tomentose ; petiolar gland at or below the junction of the proximal pair of pinnæ, 3-6 mm, large, obtriangular, raised ; leaflets (7-)8.5-17 × (2.5-)4.5-6 mm, *main vein removed 1/4-1/3 of the width of the leaflet from the front margin* ; lateral veins prominulous to prominent beneath, main vein and margins setose ; calyx 1.5-2 mm ; corolla 4.5-5.5 mm ; pod 8.2-12 × 1.7-2.5 cm, puberulous, glabrescent, yellowish, wing 0.4 cm.

Type : *Brass 3223*, Solomon Islands, Ysabel Island, Tiratona : alt. 600 m, fl., 26.11.1932 (holo-, A ; iso-, BO, L).

Distribution : Bismarck-Archipelago, Solomon Islands, a few off-shore islands N. of Papua New Guinea, Admirality Isl ; alt. sea-level to 600 m. — Pl. 9, 10.

Ecology : Lowland and montane rain-forest.

4c. subsp. **fulva** (Lane-Poole) Nielsen

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 5 (3) : 327 (1983).
— *Albizia fulva* Lane-Poole, Rep. For. Res. Papua N. Guinea : 91 (1925).
— *Albizia eymæ* Fosberg, Reinwardtia 7 : 87 (1965).

Branchlets angled by strong decurrent ridges from the leaf-scars ; young parts of branches, inflorescence, leaf-rachis, and pinnæ densely tomentose to woolly ; petiolar gland at the junction of the proximal pair of reduced pinnæ, 1-2 mm in diameter, circular, hardly or not raised, often inconspicuous because of the dense indumentum ; leaflets 4-6 × 3.2-4.5 mm, main vein removed 1/3-2/9 of the width of the leaflet from the front margin ; lateral veins inconspicuous to prominulous beneath ; both and especially the lower surface densely puberulous to sericeous, margins and main vein ciliate-setose. Calyx 2.8-3.5 (-4.5) mm. Corolla 6.5-9 mm. Pod 9.5-12(-14) × (1.4-)1.7-2.8 cm, wing 0.3 cm, densely puberulous to tomentose, glandular, dark brown, not or very tardily glabrescent.

TYPE : *Lane-Poole 263*, New Guinea, trail from Kokoda to the Gap (holo-, BRI ; iso-, K).

DISTRIBUTION : Endemic to the central mountainous part of New Guinea ; alt. 1250 to ca. 2 300 m. — Pl. 9, 10.

ECOLOGY : Secondary forest and regrowth.

USES : The bark is locally used as a substitute for soap.

NOTES : Considered a distinct species by FOSBERG, *l.c.* and VERDCOURT, *l.c.*, although the latter noted that it probably would be best to consider this a subspecies of *Albizia falcataria*, the rank it has been given in this treatment. As can be seen from the descriptions, the differences between this entity and the main one are the woolly to densely ferrugineously tomentose indumentum of young parts, leaflets and pods. The ranges in the size of corollas are overlapping, although only slightly. A couple of specimens, *Blackwood 177* (A) which has adpressedly puberulous leaflets and *Brass & Versteegh 12575* (A), which has a strongly ciliate basal leaflet margin, calyx 2.2 mm and corolla 7-8 mm are transitional forms.

(To be continued)

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia,* n° 4 : 361-390.

Contribution à l'étude des *Podostemaceæ* : 7. *Ledermanniella* Engl. sous-genre *Phyllosoma* C. Cusset

C. Cusset

Résumé : L'auteur poursuit son étude des *Podostemaceæ* par la révision du genre *Ledermanniella* Engl., endémique africain. Dans une première partie elle traite le sous-genre *Phyllosoma*, sous-genre nouveau renfermant 20 espèces dont 8 sont nouvelles.

Summary : The author persues her study of *Podostemaceæ* by the revision of the endemic African genus *Ledermanniella* Engl. In a first part she is dealing with the subgenus *Phyllosoma* (*subg. nov.*), including 20 species 8 of which are new.

Colette Cusset, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Endémique africain, le genre *Ledermanniella* est sans conteste, le plus riche en espèces parmi les *Podostemaceæ* paleotropicales. Cependant, depuis la révision de Engler (1926) faite à partir d'un matériel limité, aucune étude d'ensemble n'avait été entreprise.

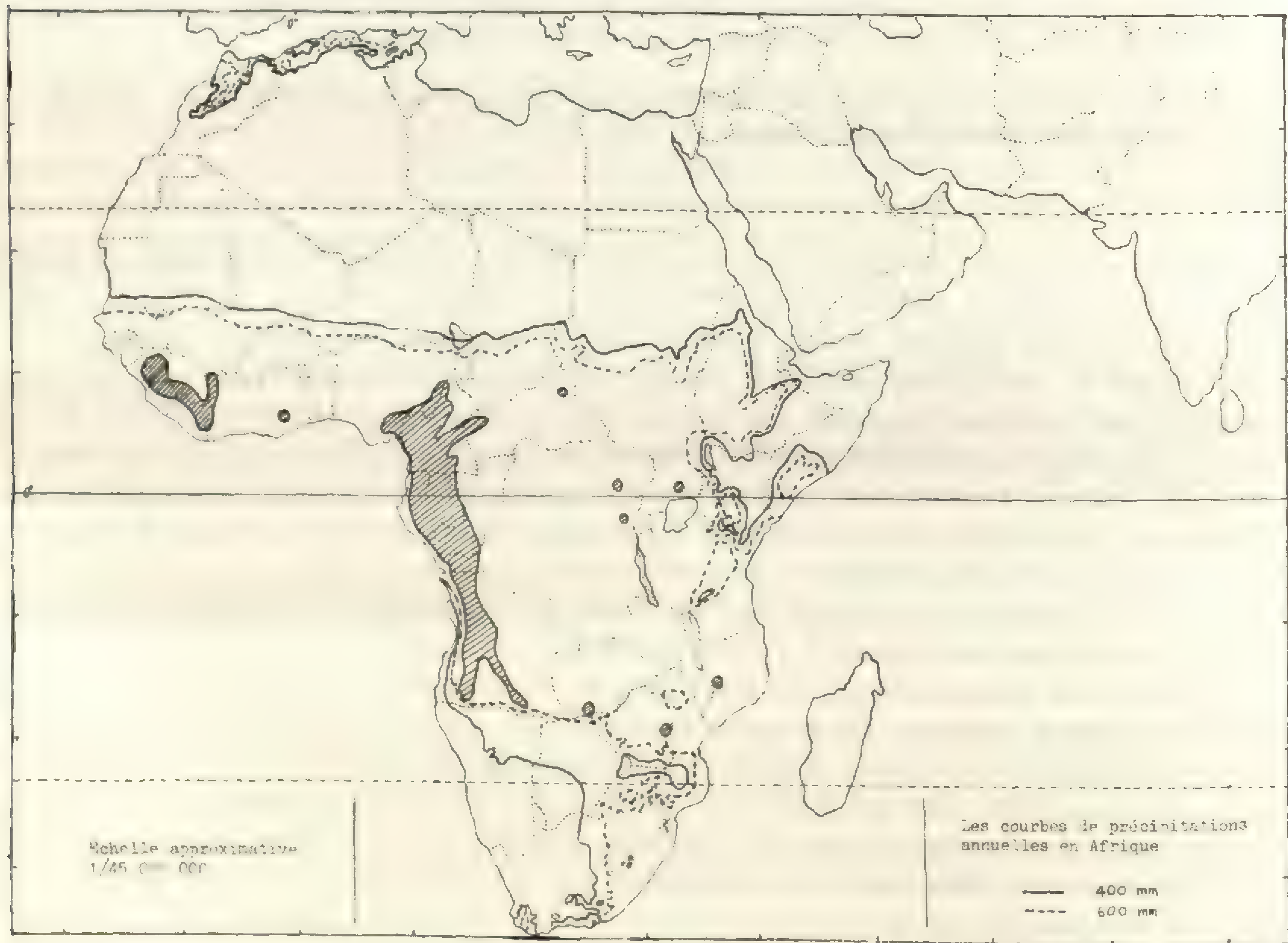
Au cours de ces quinze dernières années, de nombreuses récoltes ont été effectuées, permettant une meilleure approche de ce genre, de ses limites et de ses variations. Il convient d'en remercier particulièrement les Collecteurs, car les obstacles n'en sont pas minces. Ce sont des plantes torrenticoles, complètement submergées la majeure partie de l'année, et fleurissant, fructifiant et se desséchant en quelques jours lors de la baisse des eaux en début de saison sèche. Par ailleurs ce sont des plantes de petite taille, parfois même de très petite taille (la plante entière étant alors de l'ordre du millimètre), semblables à des bryophytes, et échappant facilement à l'attention d'un collecteur.

La variabilité intragénérique est relativement importante ; il est commode d'y reconnaître deux grands groupes. Le premier renferme des espèces présentant des feuillettes, sortes de microphylles, souvent charnues et rendues rigides par des concrétions intracellulaires siliceuses. Elles sont généralement relativement robustes, et résistent au dessèchement, au moins par la marcescence de leur base. Par leur forme et leur disposition sur les tiges et les rameaux elles sont très utilisables pour la distinction des espèces. Un autre groupe en est totalement dépourvu, étant constitué de plantes acaules ou subacaules, ou munies d'une tige grêle. D'autres critères nous ont paru fiables : la longueur des étamines par rapport à la longueur de l'ovaire (bien entendu dans la fleur à l'anthèse), et la possible caducité des valves de la capsule. L'étude de l'ornementation des graines même au MEB n'a apporté aucune donnée classificatoire à cause de la grande homogénéité de

la testa, réticulée. Il en est de même pour le pollen, très homogène, bien que réparti en monades ou en dyades.

La variabilité intraspécifique doit également être considérée comme importante. Des espèces à tige bien développée peuvent, dans certaines conditions de milieu, devenir pratiquement acaules, ne montrant plus qu'une fleur unique, sessile sur le thalle avec 2 ou 3 bractées. C'est par exemple le cas du *L. thalloidea* décrit par Engler d'après un échantillon réduit et acaule, caractère qui avait amené cet auteur à créer pour lui la section *Thalloideæ*, alors que des récoltes plus récentes montrent l'existence manifeste de tiges issues d'un thalle portant également des fleurs sessiles.

Devant cette variabilité, nous avons dû reconnaître que seuls les caractères de la fleur et du fruit et ceux des feuillettes quand elles existent peuvent être réellement utilisés. C'est dire qu'un *Ledermanniella* stérile est pratiquement non identifiable ; l'étude ne peut en être faite sur le terrain, et l'usage des plus forts grossissements des loupes binoculaires est nécessaire.



Carte 1. — Aire de répartition du genre **Ledermanniella** (carte reprise de J.-P. Lebrun, Les bases floristiques des grandes divisions chorologiques de l'Afrique sèche, Thèse Docteur-Ingénieur, Paris, 1980).

Leur répartition géographique n'est pas sans intérêt (Carte 1). Selon la terminologie de WHITE (1976), elles sont abondantes dans la souche d'endémisme guineo-congolaise qui en possède dix fois plus d'espèces que la souche d'endémisme zambésienne, où elles existent néanmoins, et particulièrement dans la zone Cameroun-Gabon qui possède 28 espèces sur 43. On les rencontre également, en très petit nombre en Afrique occidentale jusque dans la zone d'endémisme soudanienne, et en Afrique de l'Est dans le Bassin du Lac Victoria. Cette répartition nous paraît pouvoir s'expliquer au mieux par l'écologie de ces plantes.

On les rencontre dans la zone où la pluviométrie annuelle est supérieure à 600 mm, exclusivement. Par contre la durée de la saison sèche (mois recevant moins de 10 mm de précipitation) semble leur être indifférente. En effet, ayant fructifié très rapidement après la baisse des eaux, leurs graines ont une longévité bien suffisante pour rester quelques mois en émersion. Leur thalle a une destinée variable, persistant lorsque le milieu reste suffisamment humide, disparaissant si la sécheresse est accentuée, ceci étant une question de climat annuel. On voit que ce sont des plantes annuelles, bisannuelles ou vivaces selon les circonstances.



Carte 2. — Aire de répartition du sous-genre **Phyllosoma** (carte reprise de J.-P. LEBRUN, Les bases floristiques des grandes divisions chorologiques de l'Afrique sèche, Thèse Docteur-Ingénieur, Paris, 1980).

Un autre caractère remarquable est leur absence dans l'immense Bassin du Congo. Nous ne pensons pas qu'il s'agisse d'une lacune dans les récoltes, le Zaïre étant relativement bien exploré. L'examen d'une carte géomorphologique (par exemple, Birot, 1970) met en évidence leur absence des surfaces géomorphologiques planes ou subplanes, quelle que soit leur altitude. On les rencontre aux emplacements des ruptures de pente (rebords de plateaux, falaises...) qui conditionnent d'ailleurs l'existence des cascades ou des rapides auxquels elles sont étroitement liées. Il nous semble qu'aucune hypothèse paléogéographique n'est indispensable pour expliquer cette lacune dans le Bassin du Congo, les causes actuelles écologiques étant suffisante à sa compréhension.

La présence ou l'absence des feuillettes fournit un caractère commode pour diviser en deux sous-genres les *Ledermanniella*. Il faut insister sur le fait qu'il ne s'agit là que d'un critère facile classificatoire, et nous ne pensons pas pouvoir lui attribuer une valeur autre que celle d'un niveau évolutif. Il semble bien que des phylums différents aient atteint indépendamment, en Afrique occidentale d'une part, en Afrique congolaise d'autre part, un niveau d'évolution où les feuillettes auraient disparu, phénomène plus vraisemblable morphogénétiquement que l'apparition de ces mêmes feuillettes dans des phylums différents.

Nous reconnaissons, dans cet esprit, deux sous-genres :

— sous-genre *Phyllosoma* C. Cusset, groupant les 20 espèces munies de feuillettes ;
— sous-genre *Ledermanniella*, groupant les 24 espèces sans feuillettes.

Cet article ne traite que du sous-genre *Phyllosoma* ; l'autre sous-genre fera l'objet d'une prochaine publication.

Nous avons étudié les échantillons conservés dans les Herbiers suivants : BOL, BR, C, COI, G, HBG, IRSC, J, K, LISC, LISU, M, NBG, Nova Lisboa, P, PRE, SAM, SRGH, U, UPS, WAG, YA, Z, ZT. Ainsi pensons-nous avoir pris connaissance de la quasi-totalité des exsiccata récoltés. Nous remercions vivement les Directeurs et Conservateurs de ces Institutions sans lesquels ce travail n'aurait pas été possible.

LEDERMANNIELLA Engler

Bot. Jahrb. 43 : 378 (1909) ; Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 18a : 66 (1930).
— *Inversodicræia* Engl. ex R. E. Fries, « *Inversodicræa* », Wiss. Ergebn. Schwed. Rhod. Kongo Exped. 1911-12, 1 : 56 (1914) ; Engl., Pflanzenw. Afr. 3 (1) : 271-275 (1915) ; Bot. Jahrb. 60 : 458 (1926) ; Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 18a : 53 (1930) ; Haum., Fl. Congo 1 : 221-224 (1948) ; Hess, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 63 : 363 (1953) ; G. Tayl., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 1 (3) : 67 (1953) ; in Keay, FWTA, ed. 2, 1 : 126 (1954).
— *Monandriella* Engl., Bot. Jahrb. 60 : 457 (1926) ; Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 18a : 48 (1930).
— *Sphærothylax* Bisch. ex Krauss, Flora 27 : 426 (1844), *pro parte quoad S. pygmæa* Pellegrin *et S. warmingiana* Gilg.
— *Podostemum* Michaux, Fl. Bor. Am. 2 : 164 (1803), *pro minima parte quoad P. thollonii* Baill.

Partie basale thalloïde rubanée ou foliacée plus ou moins profondément lobée, portant sur ses marges ou sur sa surface des pousses acaules ou à tige développée, simple ou ramifiée, pennée ou dichotome, nue ou feuillée, portant ou non des feuillettes. Feuilles

disposées de façon distique ou en rosette ou alternes, linéaires entières ou pennées ou dichotomes, ou rubanées, ou naviculaires, stipulées ou non, à base engaînante ou non. Feuillettes couvrant toute la plante ou réduites aux rameaux ou absentes, entières, denticulées, dentées, lobées ou digitées.

Fleurs solitaires ou groupées en inflorescences, inversées, quand elles sont jeunes, dans une spathelle de consistance fragile, déhiscente au sommet ou latéralement, de façon plus ou moins régulière. Pédicelle plus ou moins longuement exsert à l'anthèse mais amenant toujours la base de la fleur nettement hors de la spathelle. Tépales 2, toujours présents, linéaires à filiformes, encadrant à la base un androcée formé de 1-2 étamines (rarement 3), plus courtes, égales ou plus longues que l'ovaire, à filets soudés sur 1/3 au moins de leur longueur et anthères biloculaires, introrses, déhiscentes par une fente longitudinale ; pollen en eu-monades ou en dyades. Ovaire ovoïde à ellipsoïde, uniloculaire à placentation axile, sessile ou porté par un gynophore plus ou moins long, et surmonté de 2 stigmates sessiles, libres (rarement soudés à la base), de forme et de longueur variables suivant les espèces ; placentas étroitement ellipsoïdes portant de nombreux ovules anatropes.

Capsule ovoïde à ellipsoïde, ornée généralement de 8 côtes (6 chez *L. adamesii* et *L. warmingiana*), la suture des 2 carpelles se situant au milieu de 2 d'entre elles (sauf dans les 2 espèces précitées). Après déhiscence les valves paraissent ainsi ornées de 5 côtes chacune. Les côtes peuvent se prolonger sur le gynophore entraînant alors la non caducité des valves de la capsule. Graines petites, brun-rougeâtre à noirâtre, ellipsoïdes, plus ou moins aplaties dorsiventralement, à testa réticulée.

Espèce-type : *Ledermanniella linearifolia* Engl. (*non Monandriella linearifolia* Engl. = *L. monandra* C. Cusset).

Clé des sous-genres

1. Plantes portant des feuillettes, au moins au sommet des rameaux.......... Subg. *Phyllosoma*
1'. Plantes totalement dépourvues de feuillettes.................... Subg. *Ledermanniella*

Subg. **PHYLLOSOMA** C. Cusset, *subg. nov.* — Carte **2**.

Caules microphylla ferentes. Microphylla laxe vel dense disposita in summa vel in ultima parte caulis et ramorum.

Typus : *Ledermanniella cristata* (Engl.) C. Cusset.

Sous-genre incluant les sect. *Cristatæ* Engl. et *Tenaces* Engl., Bot. Jahrb. 60 : 462 (1926).

Clé des espèces du sous-genre Phyllosoma

1. Feuillettes couvrant densément la tige principale et les rameaux.
  2. Feuillettes simples, entières ou finement denticulées.

3. Tige simple rarement bifide ; feuillettes linéaires-subulées longues de 1-1,5 mm........ .... 1. *L. mortonii*
3'. Tige ramifiée.
4. Feuillettes étroitement obovales ; étamine 1(-2) ; pollen en monades. 2. *L. gabonensis*
4'. Feuillettes suborbiculaires ; étamines 2 ; pollen en dyades.......... 3. *L. boumiensis*
2'. Feuillettes nettement dentées ou digitées.
5. Feuillettes du sommet de la tige et des rameaux digitées à 5-7 lobes ; étamine 1, nettement plus courte que l'ovaire.. 4. *L. digitata*
5'. Feuillettes dentées.
6. Feuillettes des rameaux à 5-7(-10) dents triangulaires ; étamine égalant ou dépassant l'ovaire.. 5. *L. cristata*
6'. Feuillettes tridentées.
7. Ovaire dont les côtes carpellaires médianes se prolongent au pôle apical en une courte dent ; étamines 2, plus courtes ou égalant l'ovaire.............. 6. *L. congolana*
7'. Ovaire dépourvu de dents au pôle apical.
8. Capsule à 8 côtes dont 6 très proéminentes et 2 à peine marquées bordant les sutures des valves.
9. Feuillettes portant une dent dorsale, disposées subperpendiculairement à la tige, donnant à la plante un aspect hérissé ; étamines 2(-3) ; plante ramifiée de plus de 1 cm.. 7. *L. harrisii*
9'. Feuillettes dépourvues de dent dorsale ; étamine 1 ; plante ne dépassant pas 1 cm, rarement ramifiée (ou alors dès la base)................ 8. *L. taylorii*
8'. Capsule à 8 côtes fines proéminentes égales entre elles ; étamines (1-)2 ; plantes de plus de 2 cm, souvent ramifiées........................... 9. *L. ledermannii*
1'. Feuillettes seulement sur les rameaux inflorescentiels ou très clairsemées sur la tige et les rameaux secondaires.
10. Tiges simples portant de courts rameaux inflorescentiels.
11. Feuillettes largement elliptiques finement denticulées ; étamines à filets soudés sur plus de la moitié de leur longueur...................................... 10. *L. annithomæ*
11'. Feuillettes digitées à 3 lobes égaux ; étamines à filets soudés sur 1/3 environ de leur longueur.. 11. *L. paulsitæ*
10'. Tiges ramifiées.
12. Feuillettes 5-7 dentées, densément imbriquées sur les rameaux inflorescentiels.
13. Ovaire à 8 côtes, 6 côtes se terminant au pôle apical par une courte dent.......... .... 12. *L. warmingiana*
13'. Ovaire à 8 côtes sans dents au pôle apical..................... 13. *L. fluitans*
12'. Feuillettes entières ou tridentées.
14. Fleurs groupées au sommet des ramifications ; feuillettes obovales tridentées à dents sensiblement égales et portant le plus souvent 1-2 petites dents sur la face dorsale ; plante robuste.. 14. *L. tenax*
14'. Fleurs solitaires au sommet des rameaux ou à l'angle de ramification.
15. Feuillettes présentes seulement au sommet des rameaux ; tige nue.
16. Feuillettes des rameaux ultimes tridentées à dent médiane plus grande que les latérales ou feuillettes entières étroitement triangulaires ; Guinée. 15. *L. abbayesii*
16'. Feuillettes entières (rarement trilobées) ovales ou linéaires-oblongues ; Cameroun.
17. Feuilles exstipulées ; fleurs tout au long des rameaux terminaux. 16. *L. bosii*
17'. Feuilles stipulées ; fleurs aux aisselles des dernières dichotomies.......... .... 17. *L. kamerunensis*
15'. Feuillettes présentes tout le long de la tige (mais très clairsemées).
18. Feuillettes trilobées à lobes bien différenciés étroitement triangulaires ; feuilles n-dichotomes, souvent trichotomes à segments capillaires ; ovaire sessile...... .... 18. *L. torrei*
18'. Feuillettes entières ou faiblement lobées ; feuilles 2-dichotomes à segments linéaires ; gynophore présent.



Pl. 1. — **Ledermanniella mortonii** C. Cusset : **1**, vue générale × 3 ; **2**, feuillettes × 22 ; **3**, extrémité d'une tige avec fleur jeune × 14 ; **4**, jeune fleur dégagée de sa spathelle × 22 ; **5**, fleur à l'anthèse × 22 ; **6**, fleur épanouie × 14 ; **7**, graine × 160. (*Morton SL 2899*).

19. Tige entière ou bifide, 1-2 cm ; feuillettes entières, triangulaires à ovales ; ovaire à 8 côtes égales. .... 19. *L. thollonii*
19'. Tiges plusieurs fois dichotomes, jusqu'à 13 cm ; feuillettes lancéolées, entières ou dentées ou faiblement 2-3-lobées ; ovaire à 6 côtes proéminentes.......... .... 20. *L. adamesii*

1. **Ledermanniella mortonii** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 1.

Ima pars thalloidea vittiformis numerosas caules simplices vel bifidas, dense dispositas, vestitas. Microphylla laxe disposita, turbinata, 0,5 mm longa, ad basin caulium, dense imbricata, linearia, 1 mm longa ad apicem.

Spathella sessilis, solitaria, terminalis, ovoidea, 2 × 1,2 mm, irregulariter apice dehiscens. Pedicellus 1,8-2 cm longus post anthesin. Tepala 2 filiformia, 0,4-0,5 mm longa. Stamina 2, longiora quam ovarium, filamentis 3-4 mm longis, tenuibus, usque ad medio coalitis ; antheræ 1,3 mm longæ, 0,6 mm latæ ; pollen in « dyades » dicitur. Ovarium ellipsoideum vel fusiforme, 2,2 × 1,8 mm, gynophoro 0,5-0,6 mm longo suffultum et duobus stigmatibus filiformis 0,7-0,8 mm longis munitum.

Capsula 2 valvis non caducis dehiscens, 8-costata, costis 0,1 mm latis, æqualibus. Semina numerosa, minima, brunnea, ellipsoidea, compressa ; testa reticulata.

Typus : *Morton SL 2899*, Sierra Leone (holo-, WAG!).

Partie basale thalloïde rubanée large de 0,5 mm, portant sur ses marges de nombreuses tiges dressées, simples parfois bifides, longues de 4-6 cm et épaisses de 1 mm environ, entièrement couvertes de feuillettes assez lâches à la base, devenant de plus en plus denses vers le sommet où elles sont étroitement imbriquées. Feuillettes coniques, arrondies au sommet, longues de 0,5 mm à la base de la tige, devenant, vers son sommet, linéaires, de 1 × 0,3-0,5 mm.

Spathelle solitaire, terminale, sessile, ovoïde, de 2 × 1,2 mm, se déchirant au sommet à l'anthèse. Pédicelle longuement exsert, atteignant 1-1,2 cm après l'anthèse. Tépales 2, filiformes, longs de 0,4-0,5 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets grêles, longs de 3-4 mm, soudés sur la moitié de leur longueur ; anthères de 1,3 × 0,6 mm. Ovaire ellipsoïde à fusiforme de 2,2 × 1,8 mm ; gynophore de 0,5-0,6 mm ; stigmates filiformes de 0,7-0,8 mm.

Capsule fusiforme, 8-costée à côtes larges de 0,1 mm ; valves non caduques. Graines de 0,26 × 0,15 mm.

Matériel étudié : *Harris 12*, rapides de la riv. Taia, 4,2 km en aval de Mano (fr., févr.), P! ; *Morton SL 2899*, collines Gbenge en face de Bumban School (fl., fr., nov.), WAG!

2. **Ledermanniella gabonensis** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 2, *1-3*.

Ima pars thalloidea foliacea. Caules erectæ, robustæ, numerosæ, dense vestitæ, 2-3 cm longæ, 2-3-dichotomæ. Microphyllas implicia, basi caulium late ovata, 0,5-0,6 × 0,7 mm, apice caulium ovata, simplicia vel irregulariter 1-3 lobata, 0,3-0,4 × 0,8 mm.

Spathellæ sessiles, ellipsoideæ, solitariæ, ad ultimos ramulos dispositæ, 4-5 lobis dehiscentes, 2 × 0,8 mm. Pedicellus ca. 3 mm longus. Tepala 2, 0,6-0,7 mm. Stamen unicum vel duo stamina longiora quam ovarium ; antheræ 1,2 × 0,4 mm ; pollen in « monades » dicitur. Ovarium ellipsoideum, gynophoro 0,4-0,5 mm longo suffultum et 2 linearibus stigmatibus 0,3-0,4 mm longis, munitum.

Capsula 8-costata, 2 valvis non caducibus dehiscens. Semina minima, 0,22 × 0,12 mm, brunneo-ferruginea, reticulata.

Typus : *Le Testu 6017*, Gabon (holo-, P!).



Pl. 2. — **Ledermanniella gabonensis** C. Cusset : **1**, vue générale × 5 ; **2**, fleur à l'anthèse × 22 ; **3**, graine × 160. — **Ledermanniella congolana** (Haum.) C. Cusset : **4**, vue générale × 8 ; **5**, fleur épanouie × 14 ; **6**, sommet d'une capsule × 22 ; **7**, graine × 160. (1-3, *Le Testu 6017* ; 4-7, *Vanderijst 21682*).

Partie basale thalloïde foliacée portant un grand nombre de tiges densément disposées. Tiges dressées, robustes, hautes de 2-3 cm env., plusieurs fois ramifiées de façon dichotome et entièrement couvertes de feuillettes lâchement disposées à la base, devenant de plus en plus denses et étroitement imbriquées au sommet des rameaux. Feuillettes entières à subentières, largement ovales à la base de la tige, 0,7 × 0,5-0,6 mm, devenant progressivement étroitement ovales, 0,8 × 0,3-0,4 mm, entières ou avec 1 à 3 lobes ou lobules irréguliers, au sommet des rameaux.

Spathelles solitaires, disposées le long des derniers rameaux, ellipsoïdes, de 2 × 0,8 mm, déhiscentes au sommet. Pédicelle long de 3 mm après l'anthèse. Tépales 2, aciculaires, de 0,6-0,7 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé d'une étamine unique ou de 2 étamines à filets longs de 3-4 mm, soudés sur plus de la moitié de leur longueur ; anthères de 1,2 × 0,4 mm ; pollen en monades. Ovaire ellipsoïde, 1,8-2 × 0,5-0,6 mm ; gynophore de 0,4-0,5 mm ; stigmates linéaires de 0,3-0,4 mm.

Capsule ornée de 8 côtes fines ; valves non caduques. Graines de 0,22 × 0,12 mm.

Matériel étudié : Congo : *Attims 202* (fr., août), P! ; *F. Hallé 1467* (fr., oct.), IRSC!, P! ; *Sita 3448* (fr., sept.), IRSC!, P! ; *omnes* chutes de la Foulakari ; *Le Testu 5459*, chutes de la Nyanga à Mouvoungou (fl., mai), P! — Gabon : *Le Testu 6017*, rapides de l'Ogoulou à Mitingo, Hte. Ngounyé (fl., fr., juil.), P!

3. **Ledermanniella boumiensis** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 3.

Ima pars thalloidea non cognita. Caules erectæ, robustæ, dichotomæ, 2,5-3 cm longæ, microphyllis laxe dispositis ad basin, densiter ad apicem ramorum. Microphylla ovata vel subrhomboidea, ad basin caulium, latissime elliptica ad apicem. Bracteæ ovatæ basi attenuata, apice irregulariter denticulata.

Spathellæ ellipsoideæ, mucronatæ, apice ramorum vel angulo ædificato ultimis ramis dispositæ. Pedicellus 4-5 mm longus post anthesin. Tepala 2, linearia, 0,4 mm longa, utrinque duobus staminibus longioris quam ovarii, disposita ; pollen in « dyades » dicitur. Ovarium fusiforme, 1,6-1,8 × 0,5 mm, gynophoro 0,1 mm longo suffultum et 2 linearibus stigmatibus 0,5 mm longis munitum.
Capsula 8-costata, 2 valvis non caducibus dehiscens. Semina minima, brunneo-ferruginea, reticulata, 0,28 × 0,18 mm.

Typus : *Le Testu 6536*, Gabon (holo-, P!).

Partie basale thalloïde inconnue portant des tiges dressées, robustes, ramifiées de façon dichotome, hautes de 2,5-3 cm et couvertes de feuillettes, dispersées vers la base, devenant de plus en plus denses vers le sommet des rameaux. Feuillettes entières, ovales à subrhomboïdales à sommet aigu, submucroné vers la base de la tige, devenant progressivement largement elliptiques à sommet obtus à arrondi, 0,8-0,9 × 1-1,2 mm vers le sommet des rameaux. Bractées ovales à base atténuée, entières, irrégulièrement denticulées au sommet, groupées à la base de la spathelle.

Spathelles ellipsoïdes, généralement mucronées, disposées au sommet des rameaux ou à l'angle des ultimes ramifications ; de consistance fragile, elles se déchirent irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 4-5 mm après l'anthèse. Tépales 2, linéaires, de 0,4 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets longs de 2 mm soudés sur env. la moitié de leur longueur ; anthères de 0,6 × 0,4 mm ; pollen en dyades. Ovaire fusiforme, 1,6-1,8 × 0,4 mm ; gynophore de 0,1 mm ; stigmates linéaires de 0,5 mm.



Pl. 3. — **Ledermanniella boumiensis** C. Cusset : **1**, vue générale × 3 ; **2**, rameaux portant des fruits × 5 ; **3**, feuillette × 22 ; **4**, fleur à l'anthèse × 22 ; **5**, fleur épanouie × 14 ; **6**, grain de pollen × 140 ; **7**, graine × 160. (*Le Testu 6536*).

Capsule fusiforme, 2 × 0,6 mm, 8-costée à côtes fines ; valves non caduques. Graines de 0,28 × 0,18 mm.

Matériel étudié : Cameroun : *Letouzey 15339*, chutes du Ntem, près de sa déviation sur le Bongola, 40 km ESE Campo (fl., fr., déc.), P! — Gabon : *Le Testu 6536*, chutes de Boumi, Mbigou (fl., fr., juil.), P!

4. **Ledermanniella digitata** (Hess) C. Cusset. — Pl. 4, *1-4*.

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 273 (1974).
— *Inversodicræia digitata* Hess, « *Inversodicræa* », Ber. Schweiz. Bot. Ges. 63 : 363 (1953).

Partie basale thalloïde portant des tiges dressées, robustes, hautes de 5 cm env., abondamment ramifiées à 7 mm de la base. Tige principale nue ou portant des feuillettes très courtes, éparses, ovales, entières ou faiblement lobées à sa base, devenant progressivement digitées et plus denses. Sur les rameaux, feuillettes densément imbriquées, longues de 0,8-1 mm, 5-7 digitées, à lobes subaigus à arrondis au sommet, longs de 0,1-0,2 mm, le médian étant le plus long.

Spathelles solitaires au sommet des rameaux, ovoïdes, 1-1,2 × 0,8-1 mm env., se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 5 mm après l'anthèse. Tépales 2, linéaires, de 0,4-0,5 mm. Étamine unique, beaucoup plus courte que l'ovaire, à filet long de 0,5-0,6 mm et anthère de 0,3 × 0,2 mm ; pollen en monades. Ovaire ellipsoïde, 1,8-2 × 0,6-0,8 mm ; gynophore de 0,4 mm ; stigmates linéaires de 1 mm.

Capsule ellipsoïde à fusiforme, 8-costée à côtes fines ; valves non caduques. Graines brun-rougeâtre, de 0,3 × 0,15 mm.

Type : *Hess 50/239*, Angola, prov. Benguela, rio Cubal da Hanha près Fazenda Tappe, 50 km S Ganda, alt. 1400 m (fl., fr., août) (holo-, ZT!). Seule récolte connue.

5. **Ledermanniella cristata** (Engler) C. Cusset. — Pl. 4, *5-9*.

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 273 (1974).
— *Inversodicræia cristata* Engl., « *Inversodicræa* », Pflanzenw. Afr. 3 (1) : 276 (1915) ; Bot. Jahrb. 60 : 462 (1926).

Partie basale thalloïde rubanée, large de 1 mm env. Tiges dressées, robustes, ramifiées de façon dichotome, longues de 2-15 cm et couvertes de feuillettes éparses sur la tige vers sa base, devenant densément imbriquées sur les rameaux. Feuillettes tridentées, petites, 0,6-0,8 × 0,4 mm, à la base de la tige, devenant sur les rameaux plus grandes, 1,2-1,5 × 0,9-1,2 mm, de contour général largement elliptique à obovale, 5-7(-10) dentées à dents triangulaires hautes de 0,2-0,3 mm. Feuilles exstipulées, n fois dichotomes à segments linéaires, situées au niveau des ramifications et disparaissant dans la plante âgée.

Spathelles obovoïdes, apiculées, 2 × 1 mm env., disposées en alternance, généralement sur 2 rangs, le long des ramifications, se déchirant au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 5-10 mm après l'anthèse. Tépales 2, linéaires, de 0,8 mm env. Androcée égal ou un peu plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets longs de 2 mm soudées sur env. la moitié de leur longueur ; anthères de 0,8-1 × 0,4-0,5 mm ; pollen en monades. Ovaire



Pl. 4. — **Ledermanniella digitata** (Hess) C. Cusset : **1**, rameau portant des fruits × 8 ; **2**, feuillette × 22 ; **3**, fleur épanouie × 44 ; **4**, graine × 160. — **Ledermanniella cristata** (Engl.) C. Cusset : **5**, extrémité de rameau × 10 ; **6**, feuillette × 22 ; **7**, fleur très jeune dégagée de sa spathelle × 15 ; **8**, fleur épanouie × 22 ; **9**, graine × 160. (1-4, *Hess 50/239* ; 5-7, 9, *N. Hallé & J.-F. Villiers 4451* ; 8, *Tisserant 3210*).

ellipsoïde, 1,8-2 × 0,8-1 mm ; gynophore de 0,4-0,5 mm ; stigmates linéaires, de 0,8-0,9 mm, divariqués.

Capsule ellipsoïde, 8-costée ; valves non caduques. Graines petites, brun-rougeâtre, 0,24-0,25 × 0,12-0,13 mm, légèrement aplaties, ellipsoïdes, réticulées, les cellules du réticule étant rectangulaires à côtés subparallèles, env. 0,05-0,06 × 0,02-0,03 mm.

Type : *Ledermann 1173*, Cameroun (holo-, B ; iso-, U!).

Matériel étudié : Angola : *Castro 241*, rapides du Rio Burama entre Andulo et Bihé (fr.), COI! ; *Gossweiler 9291*, Gango-Cuanza, Mussende, distr. Cuanza-Sud alt. 1000 m (fr., juin), COI!, ZT! ; *N. Hallé 6489*, Rio Cuvo (fr., août), P! — Cameroun : *Ledermann 1173*, *1189*, près Malakan, alt. 500 m (fl., nov.), U! ; *Leeuwenberg 7761*, chutes de la riv. Mari, 8 km N Bétaré Oya (fr., nov.), P!, WAG! ; *J. & A. Raynal 10263*, rochers du lit du Mvigli, NW Moan, 24 km ESE Nyabessan (vx. fr., mars), P! — Centrafrique : *Tisserant 3210*, riv. Koyali, région de Bozoum (fr., janv.), P! — Gabon : *N. Hallé & J.-F. Villiers 4451*, chutes de Kinguélé, riv. Mbei, Mts. de Cristal (fr., janv.), P!

6. **Ledermanniella congolana** (Hauman) C. Cusset. — Pl. 2, *4-7*.

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 273 (1974).
— *Inversodicræia congolana* Haum., « *Inversodicræa* », Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 17 : 179 (1944) ; Fl. Congo 1 : 244 (1948).

Partie basale thalloïde rubanée, ramifiée, large de 1 mm environ, portant sur ses marges de courtes tiges dressées hautes de 5-15 mm, simples ou ramifiées de façon dichotome, couvertes de feuillettes denses, sans se recouvrir. Feuillettes de forme générale obovale, 0,7-1 × 0,3-0,4 mm, tridentées au sommet avec parfois 1 ou 2 dents dorsales, derrière la médiane. Feuilles dichotomes à segments linéaires situées à la base de la tige ou des ramifications ou des spathelles.

Spathelles obovoïdes, 2 × 1 mm env., solitaires au sommet des rameaux ou aux angles de dichotomie, déhiscentes irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 8-10 mm après l'anthèse. Tépales 2, linéaires, longs de 0,5 mm, encadrant un androcée généralement plus court que l'ovaire, jamais plus long que lui, formé de 2 étamines à filets longs de 1,5-2 mm, soudés sur la moitié de leur longueur ; anthères de 0,8 × 0,4 mm ; pollen en monades. Ovaire ellipsoïde à fusiforme de 2 × 0,8 mm ; gynophore long de 0,1-0,2 mm ; stigmates 2, linéaires, de 0,3 mm.

Capsule ellipsoïde à fusiforme, 8-costée ; les côtes médianes des valves se prolongeant au pôle apical en une courte dent ; parfois de fines côtes secondaires viennent s'intercaler entre les côtes primaires d'un pôle à l'autre ou seulement sur une partie de la capsule ; valves non caduques. Graines nombreuses, brun-rougeâtre, de 0,22-0,23 × 0,10 mm, réticulées, les cellules du réticule étant subrectangulaires, 0,06-0,07 × 0,22 mm.

Type : *Vanderijst 21682*, Zaïre (holo-, BR!).

Matériel étudié : Zaïre : *Léonard 1346*, chutes de la Tshopo, Kisangani (fr., juil.), BR! ; *Vanderijst 21682*, chutes de la Luilu, Thielen-St Jacques (fr.), BR!

7. **Ledermanniella harrisii** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 5, *4-6*.

Ima pars thalloidea. Caules erectæ ramosæ, 1-3 cm longæ, vestitæ. Microphylla subperpendiculariter disposita, tridentata, dente dorsali ferentia.



Pl. 5. — **Ledermanniella taylorii** C. Cusset : **1**, vue générale × 8,5 ; **2**, jeune pousse × 13 ; **3**, jeune fruit × 20. — **Ledermanniella harrisii** C. Cusset : **4**, vue générale × 5 ; **5**, détail des feuillettes sous la spathelle × 13 ; **6**, fleur épanouie × 13. (1-3, *Chevalier 20232* ; 4-6, *Harris 41*).

Spathella terminalia, solitaria, 5-6 irregularibus lobis dehiscens. Pedicellus 8-9 mm longus post anthesin. Tepala 2, 0,8 mm longa, acicularia, utrinque duobus staminibus longioribus quam ovario disposita ; pollen in « monades » dicitur. Ovarium ellipsoideum, 1,6-1,7 × 0,6-0,8 mm, gynophoro 0,6-0,7 mm longo suffultum et filiformis stigmatibus 0,2 mm longis munitum.

Capsula 8-costata, 6 costis proeminentibus et 2 costis inconspicuis, valvis non caducis dehiscens. Semina minima, brunneo-ferruginea, reticulata.

Typus : *Harris 41*, Sierra Leone (holo-, P!).

Partie basale thalloïde portant de courtes tiges ramifiées, longues de 1-3 cm, couvertes de feuillettes non imbriquées, devenant très denses au sommet des rameaux, juste sous la spathelle. Feuillettes tridentées disposées subperpendiculairement à la tige, donnant à la plante un aspect hérissé ; sur le dos des feuillettes, présence d'une dent dirigée vers le bas alors que les 3 dents apicales sont dirigées vers le haut.

Spathelle solitaire au sommet des rameaux, se déchirant jusqu'à la moitié de sa longueur en 5-6 lobes irréguliers. Pédicelle longuement exsert à l'anthèse, 8-9 mm. Tépales 2, longs de 0,8 mm, aciculaires. Androcée plus long que l'ovaire formé de 2 étamines (rarement 3) à filets grêles longs de 3-4 mm ; anthères de 0,7-0,8 × 0,3-0,4 mm ; pollen en monades. Ovaire ellipsoïde, 1,6-1,7 × 0,6-0,8 mm ; gynophore de 0,6-0,7 mm ; stigmates filiformes de 0,2 mm.

Capsule ellipsoïde à 6 côtes proéminentes et 2 côtes à peine visibles bordant la suture des valves ; valves non caduques. Graines petites, brun-rougeâtre, réticulées.

Matériel étudié : Guinée : *A. Chevalier s.n.*, haut Bafing, près Socotoro (fr., avr.), P! — Sierra Leone : *Harris 41*, rapides de la riv. Sewa à Dodo au croisement avec la voie ferrée de Magbwema (fl., fr., déc.), P!

8. **Ledermanniella taylorii** C. Cusset, *nom. nov.* — Pl. 5, *1-3*.

— *Inversodicræia pygmæa* G. Tayl., « *Inversodicræa* », Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 1 : 72 (1953).
— *Ledermanniella pygmæa* (G. Tayl.) C. Cusset, Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 274 (1974), *non L. pygmæa* (Pellegrin) C. Cusset.
— *Inversodicræia ledermannii* auct. *non* Engl., « *Inversodicræa* », Chev., Fl. Viv. A.O.F. 1 : 297 (1938), *p.p.*

Partie basale thalloïde rubanée large de 0,8-1 mm, portant sur ses marges de très courtes tiges robustes, dressées, hautes de 6-8 mm, simples ou ramifiées dès la base, couvertes de feuillettes densément imbriquées, de contour général obovale, longues de 0,5-1 mm, tridentées à dents triangulaires inégales, la médiane étant plus longue ; dent médiane longue de 0,3-0,4 mm et dents latérales longues de 0,1-0,2 mm.

Spathelles obovoïdes, 2 × 1 mm, terminale, solitaire, se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 5 mm env., après l'anthèse. Tépales 2, aciculaires, longs de 0,5 mm, encadrant à sa base un androcée formé d'une étamine unique plus longue que l'ovaire, à filet long de 1,2-1,5 mm ; anthère de 0,5 × 0,3 mm ; pollen en dyades. Ovaire ellipsoïde de 1,2-1,3 × 0,4-0,5 mm ; gynophore de 0,3 mm ; stigmates linéaires longs de 0,3 mm.

Capsule ellipsoïde 8-costée, les 2 côtes bordant les sutures étant à peine marquées

alors que les 6 autres sont très proéminentes ; valves non caduques. Graines petites, brunes, 0,27 × 0,12 mm, réticulées.

TYPE : *des Abbayes 353/1951*, Guinée, grandes chutes du cercle de Kindia (holo-, BM).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : GUINÉE : *Chevalier 20232*, cercle de Kindia, grandes chutes (fl., déc.), P!

9. **Ledermanniella ledermannii** (Engler) C. Cusset

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 274 (1974).
— *Dicræia ledermannii* ENGL., « *Dicræa* », Bot. Jahrb. 43 : 381 (1909).
— *Inversodicræia ledermannii* (ENGL.) ENGL., « *Inversodicræa* », Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 274 (1915) ; Bot. Jahrb. 60 : 463 (1926).

Partie basale thalloïde rubanée large de 2-3 mm portant sur ses marges des tiges dressées, robustes, hautes de 2-5 cm, simples ou, le plus souvent, très ramifiées, densément couvertes de feuillettes toutes de même forme de la base au sommet de la tige et des rameaux. Feuillettes de contour général obovale de 0,8-0,9 × 0,5-0,6 mm, tridentées à dents triangulaires sensiblement égales entre elles, de 0,2-0,3 mm. Feuilles longues de 2-4 cm, exstipulées, 4-5-dichotomes, à segments linéaires à filiformes, situées à la base des ramifications ou des spathelles et disparaissant très rapidement.

Spathelles 1(-3) au sommet des derniers rameaux, obovales, longues de 1,5-2 mm, se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 3-4 mm après l'anthèse. Tépales 2, filiformes, de 0,3-0,4 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 1(-2) étamines à filets de 2-2,5 mm et anthère de 0,7-0,8 × 0,2-0,3 mm ; pollen en dyades. Ovaire fusiforme, 2 × 0,5 mm ; gynophore de 0,4-0,5 mm ; stigmates filiformes de 0,4-0,5 mm.

Capsule fusiforme 8-costée à côtes fines et proéminentes ; valves non caduques. Graines petites, brun-rougeâtre, de 0,3 × 0,12 mm, réticulées.

TYPE : *Ledermann 225*, Cameroun (holo-, B ; iso-, U!).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : ANGOLA : *Exp. Zool. Staat. 1959*, fleuve près Bela Vista (fl., mai), HBG! — CAMEROUN : *Koufani 21, 22, 23*, chutes Mboro près Akonetye, S Ebolowa (fl., janv.), P!, YA! ; *Ledermann 225*, Grand Batanga, chutes de la Lobé (fl., août), U! ; *Mézili 137*, chutes de la Lobé, 6 km Kribi (st., avr.), P! ; *de Wilde c.s. 2875*, *ibid.* (fr., août), P!, WAG!, YA! — CÔTE D'IVOIRE : *Aké Assi 11803*, région de Danané sur rochers dans riv. Gouen près Oua (st., mai), P ! ; *A. Chevalier 21421*, Mt. Cavally au pied du Mt. Dô, alt. 750 m, près Gouékangouiné (st., mai), P! — GABON : *Le Testu 5983*, rapides de l'Ogooué au passage de la route de Mimongo à Koula Moutou (fr., juin), P! — SIERRA LEONE : *Harris, 1, 7, 9*, rapides Bumbuna sur riv. Seli (fr., nov.), P! ; *Richards 7320*, riv. Kokel, route Kabala-Makeni (fl., fr., mars), K, P! — ZAÏRE : *Schmitz 1833*, vallée de la Lofoi, N Lukafu (fr., juil.), BR!

10. **Ledermanniella annithomæ** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 6.

Ima pars thalloidea non cognita. Caules longæ, fluitantia, utrinque inflorescentias ferentes. Microphylla latissime elliptica, subdenticulata, dense imbricata in inflorescentiis et minus imbricata vel unilateraliter disposita incaulibus. Folia fimbriata partita, 2-5 cm longa, inflorescentiis opposita. Bracteæ brateolæque 4-5 dichotomæ ad basin spathellarum insertæ.

Spathella ellipsoidea vel obovoidea, apiculata, inversus florem continens. Pedicellus 10 mm longus post anthesin. Tepala 2, acicularia utrinque androceum inserta. Stamina 2(-3) æqualia vel lon-

giora quam ovarium, filamentis usque ad medio coalitis, bilocularis antheris, 0,8-0,9 mm longis et 0,4-0,5 mm latis ; pollen in « monades » dicitur. Ovarium fusiforme, 2 × 0,5 mm, uniloculare, gynophoro 0,7-0,8 mm longo suffultum et stigmatibus 2, filiformis, 0,8-1 mm longis munitum ; placenta anguste ellipsoidea, numerosis anatropes ovulas ferens.

Capsula 8-costata, costis angustis, 2 valvis æqualibus non caducis dehiscens. Semina non cognita.

Typus : *N. Hallé & A. Le Thomas 206*, Gabon (holo-, P!).

Partie basale thalloïde inconnue d'où naissent de longues tiges flottantes, souples, simples ou rarement bifides, longues de 5-25 cm, portant de part et d'autre, en alternance, des inflorescences elles-mêmes opposées à des feuilles pennées. Feuillettes largement elliptiques, 0,9 × 1 mm, entières ou finement denticulées à denticulées, densément imbriquées au niveau des inflorescences, denses sans se recouvrir tout le long de la tige, ou, surtout sur les tiges âgées, absentes à la base de la tige puis paraissant décurrentes. Sur les rameaux inflorescentiels, feuillettes devenant progressivement plus étroites, elliptiques à obovales, irrégulièrement lobées. Feuilles plusieurs fois pennées, longues de 2-5 cm, à segments linéaires. Bractées et bractéoles 4-5-dichotomes, longues de 5-10 mm, disparaissant rapidement.

Inflorescences divisées de façon dichotome, longues de 5 mm env., portant (3-)5-7 fleurs situées au sommet des rameaux ou aux angles de dichotomie. Spathelle ellipsoïde à obovoïde, le plus souvent apiculée, 2,5 × 0,8-1 mm, déhiscente au sommet en 5-6 lobes irréguliers. Pédicelle longuement exsert à l'anthèse, atteignant 1 cm de longueur. Tépales 2, aciculaires de 0,8-1 mm. Androcée égal ou plus long que l'ovaire formé de 2(-3) étamines à filets longs de 1,8-2 mm soudés sur plus de la moitié de leur longueur, et anthères de 0,8-0,9 × 0,4-0,5 mm ; pollen en monades. Ovaire fusiforme de 2 × 0,5-0,7 mm ; gynophore de 0,7-0,8 mm ; stigmates filiformes de 0,8-1 mm.

Capsule à 8 côtes étroites sensiblement égales entre elles ; valves non caduques. Graines inconnues.

Matériel étudié : Cameroun : *Letouzey 10299*, chutes du Ntem ou de Menvé'élé, près Nyabessan, 60 km E Campo (st., avr.), P!, YA! — Gabon : *N. Hallé & A. Le Thomas 206*, Booué, lit de l'Ogooué (fl., juil.), P!

11. **Ledermaniella paulsitæ** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 7.

Ima pars thalloidea vittiformis, 0,8-1 mm lata. Caules simplices (raro bifidæ), 10-20 cm longæ, non vestitæ, breves inflorescentiales ramos ferentes. Folia pinnata 4-5(-6) cm longa, segmentibus dichotomis longis, caduca. Microphylla dense imbricata in inflorescentialibus ramibus, tridigitata, 1-1,5 mm, fere æqualibus, 0,5-0,7 × 0,008-0,09 mm segmentibus.

Spathella solitaria, obovoidea, vel subglobularis apice rami disposita, non (vel paulo) exsedens microphyllas. Pedicellus 4-5 mm longus post anthesin. Tepala 2, acicularia, 0,8 mm longa. Stamina 2, filamentis usque tertia parte coalitis antherisque bilocularis, longiora quam ovarium. Ovarium ellipsoideum, gynophoro ca. 0,6 mm longo suffultum et 2 stigmatibus filiformis 0,7-0,8 mm longis munitum.

Capsula 8-costata, 2 valvis non caducis dehiscens. Semina minima, brunnei-rubra, testa reticulata.

Typus : *Le Testu 6510*, Gabon (holo-, P!).

Partie basale thalloïde rubanée, large de 0,8-1 mm, portant sur ses marges des tiges assez denses, non (ou exceptionnellement) ramifiées, longues de 10-15(-20) cm et épaisses



Pl. 6. — **Ledermanniella annithomæ** C. Cusset : **1**, vue générale d'un individu jeune × 3 ; **2**, inflorescence × 8 ; **3**, jeune fleur × 8 ; **4**, feuillette × 22 ; **5**, feuillettes proches des spathelles × 22 ; **6**, jeune fleur dégagée de sa spathelle × 22 ; **7**, **8**, fleurs épanouies × 14. (*N. Hallé & A. Le Thomas 206*).

de 5-6 mm, flottantes, charnues. Feuilles longues de 4-5(-6) cm, disparaissant assez rapidement, visibles seulement au sommet de la tige, exstipulées, à limbe penné, les segments étant dichotomes et longs de 0,8-1 cm. Rameaux courts inflorescentiels disposés le long de la tige à des intervalles relativement réguliers (0,8-1 cm), longs de 2-3 mm, groupés par (3-)4-5(-6), couverts de feuillettes tridigitées, densément imbriquées, longues de 1-1,3 (-1,5) mm, larges de 0,3-0,4 mm à la base avec des segments digitiformes, sensiblement égaux entre eux, longs de 0,5-0,7 mm et larges de 0,08-0,09 mm. Bractées pennées à segments dichotomes, situées à la base des rameaux courts, longues de 4-5 cm, disparaissant très rapidement.

Spathelles solitaires au sommet des rameaux courts, sessiles, obovoïdes à subglobuleuses, de 1,2-1,5 × 0,8-1 mm, ne dépassant pas ou peu les feuillettes, se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 4-5 mm après l'anthèse. Tépales 2, aciculaires, de 0,8 mm. Androcée égal ou, le plus souvent, plus grand que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets longs de 2 mm soudés sur env. le tiers de leur longueur et anthères de 0,8-0,9 × 0,3 mm ; pollen en monades. Ovaire de 1,8-2 × 0,7-1 mm, ellipsoïde ; gynophore de 0,6 mm env. ; stigmates filiformes longs de 0,7-0,8 mm.

Capsule 8-costée ; valves non caduques. Graines petites, de 0,4 × 0,2 mm, à testa réticulée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : CONGO : *Farron 4581*, chutes de la Bouenza, Mouyoudzi (fr., août), P! ; *Sita 3851*, dans la Bibaka à Divenié (st., janv.), IRSC, P! — GABON : *Le Testu 6510*, chutes de la Litsila, Moupoundi (fl., fr., juin), P!

12. **Ledermanniella warmingiana** (Gilg) C. Cusset. — Pl. 8, *1-3*.

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 275 (1974).
— *Sphærothylax warmingiana* GILG in WARM., Danske Vidensk. Selsk. Skrift., ser. 6, 11 (1) : 17 (1901) ; WARM. & GILG in BAUM., Kunene Sambesi Exp. (1903).
— *Insersodicræia warmingiana* (GILG) ENGL., « *Inversodicræa* », Pflanzenw. Afr. 3 (1) : 274 (1915) ; Bot. Jahrb. 60 : 462 (1926).

Partie basale thalloïde rubanée large de 1-1,5 mm, portant de part et d'autre des tiges (simples ou) ramifiées de façon dichotome, totalement dépourvues de feuillettes. Feuilles opposées aux inflorescences, exstipulées, longues de 10-15 cm, larges de 1-1,5 mm à la base, pennées à segments linéaires filiformes. Feuillettes densément imbriquées sur les rameaux inflorescentiels, longues de 1,5 mm et larges de 0,5-0,6 mm, 3-dentées vers la base de l'inflorescence, devenant 5-7-dentées à dents triangulaires, la médiane étant la plus longue (0,25 mm env.). Bractées et bractéoles pennées à pinnules dichotomes, longues de 1,5-3 cm, disparaissant assez rapidement.

Inflorescences longues de 1-1,5 cm, 1-2-dichotomes. Spathelles disposées tout le long des rameaux inflorescentiels sur 2 rangs, ellipsoïdes, de 2 × 1 mm env., s'ouvrant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle de 1 cm env. après l'anthèse. Tépales 2, filiformes, très courts, 0,2 mm. Androcée plus court ou au plus égal à l'ovaire, formé de 1 ou 2 étamines à filets longs de 1 mm env., soudés sur plus de la moitié de leur longueur ; anthères de 0,7-0,8 × 0,3-0,4 mm ; pollen en monades. Ovaire ellipsoïde à fusiforme, orné de 6 côtes terminées au pôle apical par une dent, de 2 × 0,8-1 mm ; gynophore de 0,2 mm ; stigmates filiformes longs de 0,8-1 mm.



Pl. 7. — **Ledermanniella paulsitæ** C. Cusset : **1**, fragment de tige × 3 ; **2**, rameaux inflorescentiels × 14 ; **3**, feuillettes × 22 ; **4**, jeunes fleurs dégagées de leur spathelle × 22 ; **5**, grain de pollen × 120 ; **6**, graine × 140. (*Le Testu 6510*).

Capsule ornée de 6 côtes proéminentes terminées au pôle apical par une dent, les côtes bordant les sutures des valves étant très peu marquées ; valves non caduques.

Type : *Baum 904*, Namibie (holo-, B ; iso-, C!, COI!, G!, L!, M!, U!, Z!).

Matériel étudié : Angola : *Boss in TH 36671*, riv. Kubango (fl., août), PRE! ; *Correia 3181*, chutes de Luando, Malange (fl., sept.), LISC! ; *Cooper s.n.*, riv. Cuvo, sur la route entre Gabela et Novo Redondo (fl., août), NBG! ; *Exell & Mendonça 2700*, Ruàcanà, Huila, alt. 1000 m (j. fl., juin), COI! ; *3085*, pont du Rio Cuanza entre Cassoque et Cabrita (fr., juin), COI! ; *137*, Rio Cuanza, chutes de Condo, distr. Malange, alt. 1000 m (fr., mars), COI! ; *Gossweiler 10721*, *ibid.*, alt. 1160 m (fr., mars), COI! ; *14147*, *ibid.*, alt. 1000 m (fr., juin), B!, COI!, K!, L!, LISC! ; *Hess 52/2039*, chutes du Rio Cubango près Vila da Ponte, alt. 1400 m (fl., juin), G!, UPS!, ZT! ; *52/2052*, chutes du Rio Cutato, 40 km E Vila da Ponte, alt. 1470 m (fl., juin), BR! ; *52/1966*, rapides Lacavala, rio Cunene, 40 km N Ruàcanà, alt. 1000 m (fl., juin), ZT! ; *Mendès 3451*, rio Cuchi, Menongue, alt. 1470 m (fl., avr.), LISC! ; *3502*, Vila Artur de Paiva, Missodo, vallée du rio Cubango, Huila, alt. 1500 m (fl., avr.), LISC! ; *s. coll.*, *s.n.*, riv. Luima, Dondo (fl.), C! — Namibie : *Baum 904*, dans le Cubango, Menemprem p, près Wolombo, alt. 1300 m (fl., mai), C!, COI!, G!, K!, L!, M!, U!, Z! ; *Giess 9290*, chutes Ruàcanà, distr. Kaokoveld (fl., avr.), LISC!, M!, NBG!

Les échantillons *Correia 3181*, *Exell & Mendonça 137*, *3085*, *Gossweiler 10721*, *14147*, tous provenant du rio Cuanza, district de Malange, présentent quelques différences avec les autres récoltes : tiges très peu ramifiées, inflorescences un peu plus courtes et moins densément couvertes de feuillettes entières ou au plus tridentées à dents très inégales. La capsule est un peu plus ronde, surmontée de 6 dents plus arrondies ; les stigmates sont plus courts et plus épais. Nous ne pensons néanmoins pas qu'il s'agisse de différences spécifiques.

13. **Ledermanniella fluitans** (Hess) C. Cusset. — Pl. 8, *4-6*.

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 273 (1974).
— *Inversodicræia fluitans* Hess, « *Inversodicræa* », Ber. Schweiz. Bot. Ges. 63 : 364 (1953).

Partie thalloïde rubanée, large de 1 mm env., donnant naissance de part et d'autre à des tiges divisées, dichotomes, pouvant atteindre 80 cm de longueur, dépourvues de feuillettes. Feuilles longues de 10-15 cm, pennées, exstipulées, larges de 0,5 mm à la base, à segments filiformes, les derniers larges de 0,1 mm, disparaissant assez rapidement. Feuillettes densément imbriquées sur les rameaux inflorescentiels, étroitement ovales à sommet aigu, à la base de l'inflorescence, devenant très rapidement légèrement obovales, 5-7-dentées, longues de 1,2-1,5 mm et larges de 0,5-0,8 mm, à dents triangulaires très aiguës longues de 0,2-0,5 mm ; feuillettes tridentées à la base de la spathelle. Bractées et bractéoles dichotomes, longues de 0,7-1,5 cm, rapidement caduques.

Inflorescences longues de 1-4 cm, 1-2-dichotomes. Spathelles disposées le long des rameaux inflorescentiels, sur 2 rangs, déhiscentes irrégulièrement au sommet à l'anthèse, ellipsoïdes, de 2 × 0,8-1 mm. Pédicelle long de 5-6 mm après l'anthèse. Tépales 2, filiformes, longs de 0,3 mm. Androcée plus court ou au plus égal à l'ovaire, formé de 2 étamines (rarement 1) à filets longs de 1,2-1,5 mm, soudés sur la moitié au moins de leur longueur ; anthères de 0,7-0,8 × 0,2-0,3 mm ; pollen en monades. Ovaire fusiforme de 2 × 0,8 mm ; gynophore de 0,2-0,3 mm ; stigmates filiformes de 1-1,2 mm, décombants.

Capsule 8-costée à côtes égales, larges de 0,09-0,1 mm ; valves non caduques.



Pl. 8. — **Ledermanniella warmingiana** (Gilg) C. Cusset : **1**, inflorescence × 5 ; **2**, fleur épanouie × 14 ; **3**, sommet d'une valve de la capsule × 22. — **Ledermanniella fluitans** (Hess) C. Cusset : **4**, inflorescence × 5 ; **5**, **5'**, fleurs épanouies × 14 ; **6**, graine × 160. (1-3, *Hess 52/2039* ; 4-6, *Hess 50/83*).

Type : *Hess 50/83*, Angola (holo-, ZT! ; iso-, BR!, G!).

Matériel étudié : Angola : *Bamps, Martins & Silva 4259*, chutes Duque de Bragança, rio Lucala, alt. 1140 m (fr., mars), P!, WAG! ; *Carisso & Mendonça 68, ibid.* (fl., fr., juil.), COI! ; *Exell & Mendonça 3086*, pont sur rio Cuanza, entre Cassoque et Cabrita (fl., fr., juin), COI! ; *Gossweiler 8855, 8856, 8857*, Cuanza Norte, Duque de Bragança, Loanda Muba, fleuve Lucala, alt. 1000 m (fl., fr., août), K! ; *9421 A*, chutes de rio Donde, alt. 50 m ; COI! ; *9247*, chutes du rio Donde, Cambambe, alt. 55 m, LISC! ; *Hess 50/83*, chutes de Bragança, rio Lucala, prov. Malange, alt. 1200 m (fl., fr., juil.), BR!, G!, ZT! ; *Teixeira & al. 11315*, chutes du Binga, rio Cuvo, alt. 400 m (fl., avr.), LISC!, Nova Lisboa!, SRGH!, WAG! ; *Teixeira 11568, ibid.*, alt. 50 m, LISC!

14. **Ledermanniella tenax** (C. H. Wright) C. Cusset

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 275 (1974).
— *Dicræia tenax* C. H. Wright, « *Dicræa* », FTA 6 (1) : 125 (1909).
— *Inversodicræia tenax* (C. H. Wright) Engl., « *Inversodicræa* », Pflanzenw. Afr. 3 (1) : 273 (1915) ; Bot. Jahrb. 60 : 462 (1926).

Partie basale thalloïde rubanée large de 1 mm env., donnant naissance à des tiges (simples ou) pennées pouvant atteindre 20 cm de longueur. Feuillettes densément imbriquées sur les rameaux inflorescentiels, tridentées, de 1 × 0,5 mm à dents triangulaires longues de 0,2-0,3 mm, devenant plus longues et plus étroites (1,5 × 0,3-0,4 mm) à dents plus longues (0,7 mm) à la base des spathelles ; face dorsale des feuillettes portant le plus souvent 2 petites dents superposées. Feuilles exstipulées longues de 3-5 cm, pennées à segments linéaires visibles seulement sur les individus jeunes. Bractées et bractéoles dichotomes à segments capillaires, longues de 1,5-2 cm.

Rameaux inflorescentiels ramifiés de façon dichotome ; spathelles ellipsoïdes à obovoïdes solitaires à l'angle de dichotomie et au sommet des derniers rameaux parfois très courts. Pédicelle long de 6-7 mm après l'anthèse. Tépales 2, filiformes, longs de 0,5 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets longs de 1,5 mm env. soudés sur plus de la moitié de leur longueur ; anthères de 1,5 × 0,3-0,4 mm ; pollen en monades. Ovaire ellipsoïde de 2 × 1,2 mm ; gynophore de 0,5 mm ; stigmates filiformes longs de 1-1,3 mm.

Capsule ornée de 8 côtes égales ; valves non caduques. Graines ellipsoïdes, de 0,4 × 0,16 mm, à testa réticulée.

Type : *Kolbe 3149*, Tanzanie (holo-, K ; iso-, BOL!).

Matériel étudié : Angola : *Thompson 50*, chutes près Luso (fl., mai), J! — Bostwana : *Pole Evans 4214*, riv. Chobbe, 2 miles N Kazan (fl., juil.), SRGH! ; *West s.n., ibid.* (juil.), SRGH! — Namibie : *West 3702 A*, rapides Mambova, riv. Zambèse, Distr. Caprivi Strip. (août), SRGH! — Tanzanie : *Schlieben 1131 A*, Ruhudje, Lupembe (fl., fr., juil.), BR!, G!, LISC!, P!, PRE!, Z!, ZT! ; *Blenkiron s.n.* (*Moss Herb. 14774*), J! ; *Borle 215* (fl., août), PRE! ; *Brenan 7729* (août), BR!, K! ; *Brouwer s.n.* (juil.), L! ; *Burtt Davy 20485*, K! ; *Fanshawe 5968* (mai), SRGH! ; *Fries 176* (juil.), BR!, C!, K!, UPS!, Z! ; *14744* (juil.), Z! ; *Garside 605*, K! ; *J. B. Gillett 17463* (fl., août), COI! ; *Greenway 6255* (août), K!, PRE!, ZT! ; *Hendrickx 1130a* (juil.), PRE! ; *Kolbe 1528* (nov.), SAM! ; *3149* (fl., fr.), BOL!, K! ; *5094* (janv.), PRE! ; *Marloth s.n.* (*PRE 32675*), PRE! ; *Meebold 11762, 11247* (fr., nov.), M! ; *Mitchell 19/95* (oct.), SRGH! ; *Mogg 14599* (août), K!, P!, PRE! ; *Obermeyer s.n.* (*Transv. Herb. 36515*) (juin), BOL! ; *Parker 4199* (juin), BOL!, K! ; *Schröter s.n.* (déc.), U! ; *Sim 8731*, PRE! ; *Wild 3129* (nov.), SRGH! ; *Wilman s.n.* (*BOL 16691*) (juil.), BOL! ; *Young s.n.* (*Moss 18684*) (juil.), J! ; chutes Victoria, Iles Livingstone, rapides du Zambèse. — Zambie :

West 3044, rapides Katambova, riv. Zambèse (nov.), K!, SRGH! ; *Drummond & Williamson 9262*, riv. Kapombo, au nord du pont sur route Solwezi-Mwinilunga (oct.), P!, SRGH! ; *Greenway & Brenan 7983*, riv. Zambèse, 8 miles W Kasanguku (août), COI!, K!, PRE!, SRGH! ; *Mutimushi 3305*, Solwezi, Livingstone riv. (mai), K!, SRGH! — Zimbabwé : *Drummond 9145*, riv. Bondi, Mts Chimarimani, Distr. Melsetter, P!, SRGH! ; *Phipps 1272*, riv. Nyamangura, Distr. Inyanga (avr.), SRGH! ; *Loveridge 1415*, riv. Pungwe, vallée Honde, Distr. Inyanga (juil.), SRGH!

15. **Ledermanniella abbayesii** (G. Taylor) C. Cusset. — Pl. 9, *1-5*.

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 273 (1974).
— *Inversodicræia abbayesii* G. Tayl., « *Inversodicræa* », Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 1 : 67, *fig. 8* (1953).

Partie basale thalloïde inconnue. Tiges grêles pouvant atteindre 30 cm de longueur, plusieurs fois ramifiées de façon dichotome, l'angle de dichotomie étant toujours occupé par une feuille de 3-5 cm, plusieurs fois dichotome à segments capillaires. Seules les dernières ramifications sont couvertes de façon dense par des feuillettes longues de 2 mm env., étroitement triangulaires, simples vers la base des ramifications ultimes, devenant tridentées, la dent médiane étant nettement plus longue (0,5-1 mm) que les latérales (0,07-0,1 mm).

Spathelle solitaire au sommet des dernières ramifications, obovoïdes, de 2 × 0,8-1 mm, se déchirant au sommet à l'anthèse en plusieurs lobes irréguliers. Pédicelle long de 7-10 mm après l'anthèse. Tépales 2, aciculaires, de 0,8 mm. Androcée plus court que l'ovaire, formé de 1 ou 2 étamines à filets longs de 0,8-1 mm, soudés sur un peu moins de la moitié de leur longueur ; anthères de 1-1,5 × 0,5-0,7 mm ; pollen en dyades. Ovaire fusiforme de 2-2,5 × 0,6-0,8 mm ; gynophore de 0,8-1 mm ; stigmates linéaires de 0,7-0,9 mm,

Capsule fusiforme à 8 côtes fines ; valves non caduques. Graines petites, 0,25 × 0,12 mm, à testa réticulée.

Type : *des Abbayes 898/1948*, Guinée (holo-, BM ; iso-, U!, ZT!).

Matériel étudié : Guinée : *des Abbayes 898/1948*, Pita, chutes Kinkon, alt. 880 m (fl., nov.), U!, ZT! ; *Bourdu s.n., ibid.* (fl., fr., déc.), P!

16. **Ledermanniella bosii** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 9, *6-8*.

Ima pars thalloidea caules dichotomas 5-7 cm longa ferentes. Microphylla ad ultimos ramulos disposita, ovoidea, simplicia, 0,5-0,6 × 0,2 mm. Folia exstipulata, pauca, dichotoma, ad basin ramulorum disposita.

Spathellæ solitariæ ad ultimos ramulos dispositæ, ad apice irregulariter dehiscens. Pedicellus ca. 5 mm longus post anthesin. Tepala 1, filiformia 0,5-0,6 mm longa utrinque ad basin androcei disposita. Stamina dua, longiora quam ovario filamentis usque ad medio coalitis ; antheræ biloculares, 0,8-1 × 0,3 mm. Ovarium ellipsoideum, 2,5 × 0,7-0,8 mm, gynophoro breve, 0,15-0,20 mm, sulfutum et 2 stigmatibus filiformibus 0,7-0,8 mm longis munitum.

Capsula ellipsoidea, 2 valvis non caducis dehiscens.

Typus : *J. Bos 3592*, Cameroun (holo-, WAG! ; iso-, K!, P!, YA!).

Partie basale thalloïde portant des tiges dichotomes longues de 5-7 cm, nues, les feuillettes étant localisées sur les rameaux ultimes inflorescentiels. Feuillettes ovales, entières

ou tridentées à dents égales ou inégales, de 0,5-0,6 × 0,2 mm. Feuilles exstipulées, peu nombreuses, dichotomes, situées à la base des ramifications.

Spathelles solitaires situées le long des dernières ramifications, ovoïdes, 2 × 0,9-1 mm, se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 5 mm après l'anthèse. Tépales 2, filiformes, de 0,5-0,6 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets soudés sur la moitié au moins de leur longueur (3 mm env.) ; anthères de 0,8-1 × 0,3 mm. Ovaire ellipsoïde, 2,5 × 0,7-0,8 mm ; gynophore court, 0,15-0,2 mm ; stigmates filiformes de 0,7-0,8 mm.

Capsule ellipsoïde, ornée de 8 côtes fines ; valves non caduques.

Matériel étudié : Cameroun : *Bos 3592, 3597*, chutes de la Lobé, S Kribi (fl., janv.), K!, P!, WAG!, YA! ; *Letouzey 15333*, chutes du Ntem près de sa déviation sur le Bongola, 40 km ESE Campo (fl., déc.), P!

17. **Ledermanniella kamerunensis** (Engler) C. Cusset

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 274 (1974).
— *Dicræia kamerunensis* Engl., « *Dicræa* », Bot. Jahrb. 43 : 380, *fig. 2, A-D* (1909).
— *Inversodicræia kamerunensis* (Engl.) Engl., « *Inversodicræa* », Bot. Jahrb. 60 : 453 (1926) ; Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 18a : 58, *fig. 47, A-D, 51, N-R* (1930).

« Plante plusieurs fois ramifiée dont les derniers rameaux pseudodichotomes minces, émettent 2 petits rameaux sous la spathelle terminale. Derniers rameaux lâchement couverts de feuillettes vers la base, densément au sommet. Feuillettes nombreuses, petites, linéaires-oblongues. Feuilles peu nombreuses, brièvement stipulées à la base, 2 à 4 fois dichotomes à segments étroitement linéaires.

Spathelle fusiforme, allongée ; pédicelle mince ; fleur ? Capsule fusiforme à 2 valves égales, 8-costée. »

Type : *Ledermann 440a*, Cameroun, chutes du fleuve Campo près Dipika (fr., août) (B, *delet.*). Seule récolte connue.

Le type n'a pu être retrouvé à Berlin. Il semble avoir été détruit. Nous traduisons donc intégralement la description faite par Engler.

18. **Ledermanniella torrei** C. Cusset, *sp. nov.* — Pl. 10.

Ima pars thalloidea ; caules 4-10 cm longæ, multiramosæ, microphylla laxe disposita ferentes. Microphylla in basin caulium simplicia, deinde 3-, interdum 4-5-lobata, lobis anguste triangularibus, æqualibus vel medio longiora quam lateralibus, dense dispositæ sub spathellis. Folia 2-4 cm longa, n-dichotoma vel trichotoma, segmentibus filiformibus vel capillaribus.

Flores solitariæ, axillares terminalesque ; spathella 2,5-4 mm longa, obovata, irregulariter apice fissens. Pedicellus 1-1,2 cm longus post anthesin. Tepala 2, filiformia, 1 mm longa. Stamina 2 filamentis fere omnino coalitis, antheribus bilocularis, 1 × 0,2-0,3 mm ; pollen in « monades » dicitur. Ovarium ellipsoideum, sessile, 2 stigmatibus 0,7-0,8 mm longis, filiformis munitum.

Capsula 8-costata, ellipsoidea, duobus valvis æqualibus non caducis dehiscens.

Typus : *Torre 5155*, Mozambique (holo-, LISC!).



Pl. 9. — **Ledermanniella abbayesii** (G. Tayl.) C. Cusset : **1**, rameaux ultimes × 8 ; **2**, feuillettes situées sous la fleur × 22 ; **3**, feuillette située sur la tige × 22 ; **4**, fleur épanouie × 14 ; **5**, graine × 160. — **Ledermanniella bosii** C. Cusset : **6**,i nflorescences × 8 ; **7**, feuillettes × 22 ; **8**, fleur épanouie × 14. (1-5, *Bourdu s.n.* ; 6-8, *Bos 3592*).

Partie basale thalloïde. Tiges longues de 4-10 cm, plusieurs fois divisées, portant de façon dispersée sur la tige principale et les rameaux, dense immédiatement sous les spathelles, des feuillettes de 2-3 × 0,2-0,3 mm, de forme générale obovale à oblongue, entières tout à fait à la base de la tige, devenant tridentées ou parfois 4-5-lobées, jusqu'au tiers de leur longueur totale ; lobes étroitement triangulaires, de 0,2-1 × 0,1 mm, égaux ou le médian beaucoup plus long. Feuilles longues de 2-4 cm, abondamment divisées de façon di- ou trichotome en segments filiformes à capillaires.

Fleurs solitaires au sommet des rameaux et dans les derniers angles de ramification. Spathelle longue de 2,5-4 mm, obovale, se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 1-1,2 cm. Tépales 2, filiformes, longs de 1 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets soudés sur presque toute leur longueur ; anthères de 1 × 0,2-0,3 mm ; pollen en monades. Ovaire ellipsoïde, sessile, 1,8 × 1 mm ; stigmates filiformes de 0,7-0,8 mm.

Capsule ellipsoïde à 8 côtes ; valves non caduques. Graines de 0,5 × 0,3-0,35 mm.

Matériel étudié : Mozambique : *Mendonça 2166*, Gurue, au sommet de la Sierra Gurue près du pic Namuli (fr., sept.), LISC! ; *Torre 5155*, *ibid.* (j. fl., avr.), LISC!

19. **Ledermanniella thollonii** (Baillon) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Podostemum thollonii* Baill., « *Podostemon* », Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 2 : 877 (1890).

Partie basale thalloïde foliacée très profondément découpée. Tiges simples ou dichotomes, hautes de 1-2 cm, portant des feuillettes longues de 0,5 mm env., triangulaires à sommet arrondi, clairsemées. Bractées linéaires, 2-dichotomes, disparaissant rapidement, axillant une fleur solitaire.

Spathelles (1-)3-5-(-7) solitaires à l'angle de dichotomie et le long des rameaux, se déchirant irrégulièrement au sommet à l'anthèse. Pédicelle long de 6-8 mm après l'anthèse. Tépales 2, filiformes, de 0,7 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines à filets de 3 mm env. soudés sur plus de la moitié de leur longueur ; anthères de 0,6 × 0,3 mm ; pollen en monades. Ovaire fusiforme, 1,7-1,9 × 0,5 mm ; gynophore de 0,4-0,7 mm ; stigmates filiformes de 0,5-0,6 mm.

Capsule 8-costée à côtes fines et proéminentes ; valves non caduques. Graines de 0,18 × 0,1 mm, à testa réticulée.

Type : *Thollon 825*, Gabon (holo-, P!).

Matériel étudié : Gabon : *N. Hallé & A. Le Thomas 202 bis*, lit de l'Ogooué à Booué (fr., juil.), P! ; *Thollon 825*, rapides de Lopé, Ogooué (fl., fr.), P!

20. **Ledermanniella adamesii** (G. Taylor) C. Cusset

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 273 (1974).
— *Inversodicræia adamesii* G. Tayl., « *Inversodicræa* », Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 1 : 69 (1953).

Partie basale thalloïde. Tiges grêles pouvant atteindre 15 cm, nues ou portant des feuillettes très dispersées, ramifiées de façon dichotome. Feuilles souvent stipulées, plu-



Pl. 10. — **Ledermanniella torrei** C. Cusset : **1**, sommet de la tige × 3 ; **2**, feuillettes × 22 ; **3**, jeune fleur × 8 ; **4**, jeunes fleurs dégagées de leur spathelle × 14 ; **5**, fleur épanouie × 14 ; **6**, graine × 90. (1-5, *Torre 5155* ; 6, *Mendonça 2166*).

sieurs fois divisées de façon dichotome, situées aux angles de dichotomie des tiges ou au voisinage des spathelles ; segments foliaires linéaires à capillaires. Feuillettes très dispersées sur la tige, plus denses sous les fleurs, entières, triangulaires, ou 2-3-lobées à lobes triangulaires inégaux le médian étant le plus long.

Spathelles solitaires (ou groupées par 2-3) au sommet des rameaux, étroitement obovoïdes, 2 × 0,9 mm, se déchirant en 4-5 lobes irréguliers à l'anthèse. Pédicelle long de 1 cm env. après l'anthèse. Tépales 2, aciculaires, de 0,7-1 mm. Androcée plus long que l'ovaire, formé de 2 étamines (rarement 1) à filets longs de 5-8 mm, soudés sur la moitié au moins de leur longueur ; anthères de 1 × 0,5 mm env. ; pollen en dyades. Ovaire ellipsoïde, 2 × 0,9-1 mm ; gynophore de 0,5-1,5 mm ; stigmates filiformes de 0,5-0,6 mm.

Capsule ellipsoïde, 6-costée à côtes très proéminentes ; valves non caduques.

Type : *Adames 177*, Sierra Leone (holo-, K!).

Matériel étudié : Guinée : *J. Chillou 1039*, riv. Kolenté (st., déc.), P! — Sierra Leone : *Adames 177*, pont Kambia, riv. Gde. Scarcies (fl., fr., déc.), K! ; *Harris 10*, rapides à 200 m en amont du pont, riv. Séli, sur route Magburaka-Makeni (fr., nov.), P! ; *15*, rapides à 4,2 km en aval de Mano, riv. Taia (fl., fr., nov.), P! ; *Jordan 754*, pont Kambia, riv. Gde. Scarcies (fl., fr., déc.), K!

Un échantillon cité par Taylor (*Espirito Santo 2670*) n'est certainement pas un *L. adamesii*. L'état trop avancé ne permet pas une détermination précise. Toutefois la capsule à 8 côtes fines toutes égales l'éloigne certainement du *L. adamesii*.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 391-413.

A revision of the genus *Comptonella* (*Rutaceæ*)

T. G. Hartley

Summary : The genus *Comptonella* Baker f. is endemic to New Caledonia and consists of eight species, two with two varieties. The genus is described, its taxonomic history is discussed, and a key is provided to it and four morphologically similar genera of New Caledonian *Rutaceæ*. The species and varieties are keyed, described, and their apparent relationships are discussed. Two species, *C. glabra* and *C. fruticosa*, are described as new, and new combinations are made for the names of seven taxa, *C. oreophila*, *C. oreophila* var. *longipes*, *C. microcarpa*, *C. baudouinii*, *C. lactea*, *C. lactea* var. *poissonii*, and *C. sessilifoliola*.

Résumé : Le genre *Comptonella* Baker f., endémique de la Nouvelle Calédonie, comprend huit espèces, dont deux avec deux variétés. L'auteur décrit ce genre, en discute l'histoire taxonomique et présente une clé permettant de le distinguer de quatre autres genres de *Rutaceæ* néo-calédoniens morphologiquement voisins. Il donne une clé des espèces et des variétés et discute de leurs relations apparentes. Descriptions de deux espèces nouvelles, *C. glabra* et *C. fruticosa* et établissement de nouvelles combinaisons pour sept taxons : *C. oreophila*, *C. oreophila* var. *longipes*, *C. microcarpa*, *C. baudouinii*, *C. lactea*, *C. lactea* var. *poissonii* et *C. sessilifoliola*.

Thomas G. Hartley, Herbarium Australiense, Division of Plant Industry, CSIRO, P.O. Box 1600, Canberra, Australia 2601.

The genus *Comptonella* Baker f. was established in 1921 and was based on a single New Caledonian species, *C. albiflora* Baker f. In the only subsequent taxonomic studies of the genus, Engler (1931) considered it to be monotypic and Guillaumin (1938) added a second New Caledonian species, *C. drupacea* (Labill.) Guillaumin, based on *Euodia drupacea* Labill.

In the study of these and related plants, I have found that ten other previously described New Caledonian species are congeneric with *Comptonella albiflora* and *C. drupacea*. Six of these were described in the rutaceous genus *Euodia* J. R. & G. Forster, namely, *E. baudouinii* Baillon, *E. canalensis* Baker f., *E. lactea* Baker f., *E. oreophila* Guillaumin, *E. fosteri* Guillaumin, and *E. hurlimannii* Guillaumin ; three in the rutaceous genus *Dutaillyea* Baillon, namely, *D. sessilifoliola* Guillaumin, *D. poissonii* Guillaumin, and *D. longipes* Guillaumin ; and one in the monimiaceous genus *Hedycarya* J. R. & G. Forster, namely, *H. microcarpa* Perkins. Also, two new species of *Comptonella*, described below as *C. glabra* and *C. fruticosa*, are represented in recent collections from New Caledonia.

Euodia ranges from New Guinea and northeastern Australia east to Samoa and consists of about six species (Hartley, 1981). It is similar to *Comptonella* in having opposite leaves and 4-merous, 4-staminate flowers, among other characters, but differs significantly

in having follicular, as opposed to drupaceous, fruits. The misplacement of the above six species in *Euodia* was due to their authors not being aware of the nature of the fruit; five were based solely on flowering specimens, and the sixth, *E. oreophila*, was described as having ... "*coccis 4-1 ovatis (5 × 3 mm) nigris, dehiscentibus?*"

Dutaillyea, when rather narrowly interpreted around the type species, *D. trifoliolata* Baillon, consists of two endemic New Caledonian species. These species share a number of morphologic features with the species of *Comptonella*, especially *C. lactea* (Baker f.) Hartley and *C. sessilifoliola* (Guillaumin) Hartley, and in earlier stages of this study I thought the two genera would be best united under the older name *Dutaillyea*. I have recently changed my mind, having decided that such an assemblage of species would be polyphyletic, and must acknowledge having misadvised the authors of a recent phytochemical study (Baudouin & al., 1981) as to the generic identity of their voucher collections of two species which I now consider to belong in *Comptonella*. The main similarities and differences between *Comptonella* and *Dutaillyea* are given in Table 1.

Besides *Comptonella* and *Dutaillyea*, three other recognized genera of New Caledonian *Rutaceae* have opposite leaves, 4-merous flowers, and indehiscent fruits, namely, *Zieridium* Baillon, *Acronychia* J. R. & G. Forster, and *Sarcomelicope* Engler (including *Bauerella* Borzi; see Hartley, 1982). The following key is provided for the identification of these five genera.

1. Indumentum (when present) of simple trichomes.
   2. Ovule 1 per carpel; stamens 4; leaves trifoliolate or unifoliolate; fruits apocarpous........ *Zieridium*
   2'. Ovules 2 per carpel; stamens 8; fruits at least basally syncarpous.
      3. Leaves trifoliolate (not in New Caledonia) or unifoliolate; flowers bisexual; petals valvate in bud, deciduous or rarely semi-persistent in fruit; fruits axially syncarpous (the carpels otherwise separated by septicidal fissures; this condition not in New Caledonia) to completely syncarpous (the carpels connate throughout their length).. *Acronychia*
      3'. Leaves unifoliolate; flowers unisexual; petals narrowly imbricate in bud, persistent or rarely semi-persistent in fruit; fruits nearly apocarpous (the carpels basally connate, otherwise divergent) to completely syncarpous........ *Sarcomelicope*

1'. Indumentum (absent in one species of *Comptonella*) of stellate to lepidote trichomes; stamens 4 (alternating with 4 staminodes in *Dutaillyea* and rarely in *Comptonella*); ovules 2 per carpel.
   4. Leaves trifoliolate, with at least the terminal leaflet petiolulate; flowers bisexual; placentation mid-axile; fruits completely syncarpous, with a single stylar scar...... *Dutaillyea*
   4'. Leaves trifoliolate (often with occasional unifoliolate leaves) or unifoliolate, leaflets sessile (often attenuate at the base); flowers functionally unisexual (rarely bisexual); placentation apical-axile; fruits nearly apocarpous to almost completely syncarpous, with 4 separate stylar scars........ *Comptonella*

These five genera have seeds with spongy tissue in the outer testa and this suggests that they are derived from a dehiscent-fruited group resembling the Indo-Pacific rutaceous genus *Melicope* J. R. & G. Forster (Hartley, 1982).

This revision is based on herbarium specimens. The contributing herbaria, with abbreviations from Holmgren, Keuken & Schofield's *Index Herbariorum*, Part 1, ed. 7 (Reg. Veg. 106, 1981) are as follows: A, AK, B, BISH, BM, BO, BRI, CANB, E, FI, G, GH, K, L, MEL, NOU, NSW, NY, P, PR, U, UC, US, W, WRSL and Z.

TABLE 1 : Comparative features of the genera **Comptonella** and **Dutaillyea**

	Comptonella	*Dutaillyea*
DISTRIBUTION OF SEXES	(apparently) dioecious or rarely monoecious or monoclinous	monoclinous
SURFACE FEATURES	indumentum of stellate to lepidote trichomes or rarely absent ; exudate scales absent	indumentum of stellate to lepidote trichomes ; leaflet blades below with white scales formed from exudate
LEAVES	opposite, trifoliolate or unifoliolate ; leaflets sessile (often attenuate at the base)	opposite, trifoliolate ; at least the terminal leaflet petiolulate
FLOWERS	functionally unisexual or rarely bisexual, 4-merous	bisexual, 4-merous
PETALS	narrowly imbricate in bud, ovate to elliptic or elliptic-oblong	narrowly imbricate in bud, lanceolate
ANDROECIUM	4 antesepalous stamens (or staminodes, in ♀ flowers) ; antepetalous staminodes rarely present	4 antesepalous stamens plus 4 antepetalous staminodes
STAMINAL FILAMENTS	straight and more or less erect	becoming recurved
GYNOECIUM	4-carpellate ; carpels biovulate ; placentation apical-axile	4-carpellate ; carpels biovulate ; placentation mid-axile
FRUITS	drupaceous, grading from nearly apocarpous (the carpels connate just at the base, otherwise divergent) to almost completely syncarpous (the carpels connate for most of their length but with separate stylar scars)	drupaceous, completely syncarpous (the carpels connate throughout their length, with a single stylar scar)
SEEDS	more or less carunculate ; testa roughened, with a spongy outer layer and bony inner layer ; endosperm copious, fleshy ; embryo straight, cotyledons flattened, elliptic	as in *Comptonella*

COMPTONELLA Baker f.

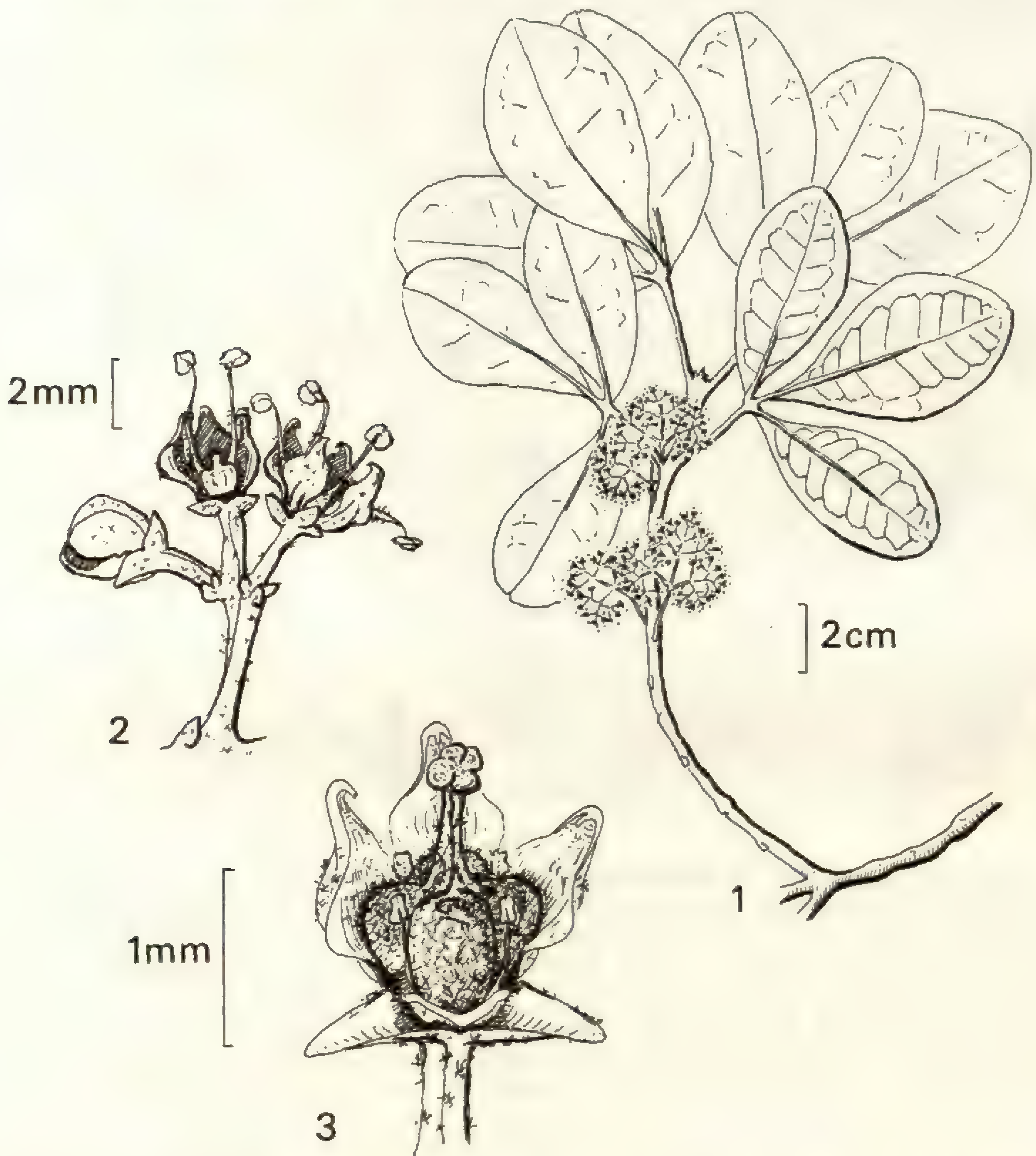
Journ. Linn. Soc., Bot. 45 : 281, *tab. 15, figs. 1-6* (1921).

Type species : *Comptonella albiflora* Baker f. (= *C. microcarpa* (Perkins) Hartley).

Shrubs or small to medium trees ; (apparently) dioecious or rarely monoecious or monoclinous ; indumentum of stellate to lepidote trichomes or rarely absent. Buds naked. Leaves opposite, petiolate, trifoliolate or unifoliolate. Leaflets sessile (often attenuate at the base), articulated with the petiole, usually oil-dotted (often inconspicuously), the venation pinnate, the margin entire, the lateral leaflets in trifoliolate leaves often more or less unequal-sided. Inflorescences paniculate or reduced to few-flowered racemes, fascicles, or solitary flowers, axillary, lateral, on older branches, or on the main stem. Flowers functionally unisexual (rarely bisexual), small and inconspicuous, globose to broadly ellipsoid in bud ; sepals 4, connate toward the base, valvate, persistent to deciduous in fruit ; petals 5, hooked adaxially at the apex, distinct, erect to spreading-ascending or somewhat recurved, narrowly imbricate in bud, persistent to deciduous in fruit ; stamens 4, antesepalous (4 antepetalous staminodes rarely also present), elongating to about 1.5 times the length of the petals in functionally staminate and bisexual flowers, 0.5-1(-1.5) times the length of the petals in functionally carpellate flowers, the filament usually sparsely to densely pubescent from about the middle to the base, adaxially, otherwise glabrous, flattened, gradually tapering from a rather narrow base to a subulate apex, introrsely geniculate at the apex, otherwise straight and more or less erect, the anther ovoid to broadly ellipsoid, obtuse to bluntly mucronate, dorsifixed, without pollen and usually reduced in size and flattened in functionally carpellate flowers ; disc apparently absent ; gynoecium a single, 4-lobed, 4-carpellate, 4-loculate pistil, about 1-1.5 times the length of the petals in functionally carpellate and bisexual flowers, usually somewhat reduced in size and without fully differentiated stigma or fully developed ovules in functionally staminate flowers, pubescent except for the apical portion of the style or rarely entirely glabrous, the carpels joined apically by a single style, otherwise grading from nearly apocarpous (connate just at the base but otherwise contiguous) to almost completely syncarpous (connate for most of their length), the placentation apical-axile, the ovules 2 per locule, subcollateral, the style more or less straight, composed of 4 contiguous stylar elements, the stigma capitate, 4-lobed. Fruits drupaceous, 4-carpellate, 1-4 carpels developing (the undeveloped carpels usually persistent), grading from nearly apocarpous (carpels connate just at the base) to almost completely syncarpous (carpels connate for most of their length but with separate stylar scars) ; exocarp more or less fleshly, drying subcoriaceous ; mesocarp drying spongy ; endocarp pergamentaceous. Seeds dark reddish brown to blackish, more or less carunculate, obovoid to ellipsoid, 1 (by abortion) or occasionally 2 per locule ; testa roughened, with a spongy to rather fleshy outer layer and a bony inner layer ; endosperm copious, fleshy ; embryo straight, the cotyledons flattened, elliptic, the hypocotyl terminal.

Distribution : Essentially restricted to mainland New Caledonia (one collection, of *Comptonella drupacea*, from Ile Casy, Baie du Prony).

With only rare exceptions, plants of *Comptonella* appear to be dioecious : one collection of *C. oreophila* (Guillaumin) Hartley var. *longipes* (Guillaumin) Hartley (*MacKee 12692*) has functionally staminate and functionally carpellate flowers on the same branchlet and was probably taken from a monoecious plant, and two collections of *C. drupacea* (*MacKee 17072* and *28815*) and one of *C. microcarpa* (*MacKee 25047*) have flowers that are all bisexual and were probably taken from monoclinous plants.



Pl. 1. — Representative species of **Comptonella** (**C. drupacea** (Labill.) Guillaumin) : **1**, flowering branchlet ; **2**, functionally staminate flowers ; **3**, functionally carpellate flower. (1 & 2, *MacKee 15353* ; 3, *MacKee 16954*).

The indumentum in *Comptonella*, when present, occurs mainly on the young branchlets, buds, young leaves, and inflorescences, and is probably an adaptive feature, providing the more tender parts of the plant with needed protection against dessiccation and/or predation. It is composed of small to minute, stellate to lepidote trichomes, and only in *C. lactea* var. *poissonii* (Guillaumin) Hartley and in some specimens of *C. lactea* var. *lactea* and *C. sessilifoliola* is it very obvious to the naked eye. As is the case in the Malesian-Australian rutaceous genus *Lunasia* Blanco (Hartley, 1967), the two types of trichomes tend to intergrade clinally on single specimens, the more stellate ones occurring on the youngest vegetative growth and inflorescences, and the more lepidote ones occurring on slightly older branchlets and leaves.



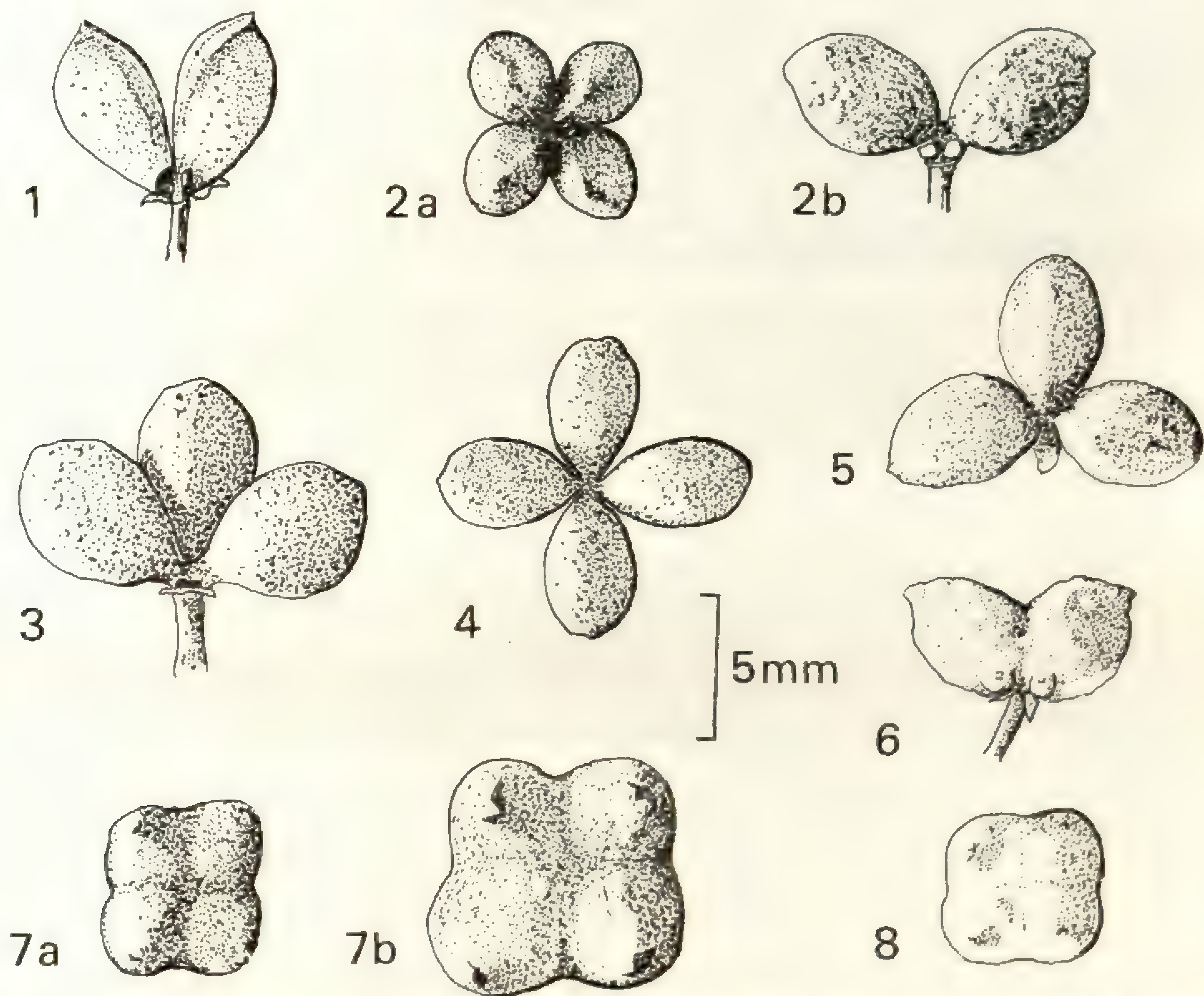
Pl. 2. — Representative leaves of **Comptonella** taxa : **1**, **C. glabra** Hartley ; **2a**, **C. oreophila** (Guillaumin) Hartley var. **oreophila** ; **2 b**, **2c**, **C. oreophila** var. **longipes** (Guillaumin) Hartley ; **3a-3d**, **C. drupacea** (Labill.) Guillaumin ; **4a-4c**, **C. microcarpa** (Perkins) Hartley ; **5**, **C. fruticosa** Hartley ; **6a-6c**, **C. baudouinii** (Baillon) Hartley ; **7a**, **C. lactea** (Baker f.) Hartley var. **lactea** ; **7b**, **7c**, **C. lactea** var. **poissonii** (Guillaumin) Hartley ; **8a-8c**, **C. sessilifoliola** (Guillaumin) Hartley. (1, *MacKee 20961* ; 2a, *Balansa 2798a* ; 2b, *MacKee 15331* ; 2c, *MacKee 29241* ; 3a, *MacKee 27877* ; 3b, *Hartley 14853* ; 3c, *MacKee 15353* ; 3d, *MacKee 35374* ; 4a, *Vieillard 2482* ; 4b, *MacKee 15434* ; 4c, *MacKee 27982* ; 5, *MacKee 33487* ; 6a, *Le Rat 2866* ; 6b, *MacKee 29450* ; 6c, *Franc 2072* ; 7a, *MacKee 18681* ; 7b, *MacKee 32257* ; 7c, *Hartley 14941* ; 8a, *MacKee 27030* ; 8b, *MacKee 23872* ; 8c, *MacKee 34226*).

Throughout the genus each leaflet is articulated with the petiole, the articulation being represented by a transverse fissure on the adaxial side of the petiole-leaflet junction. Because they possess this articulation, leaves with a single blade are described as being

unifoliolate, rather than simple, and are considered to be derived from trifoliolate leaves (see HARTLEY, 1977).

In most of the species, and especially in *Comptonella drupacea* and *C. microcarpa*, the functionally unisexual flowers are variable in their expression of the carpellate and staminate states. In functionally carpellate flowers the stamens may be as large as in functionally staminate flowers, but lacking pollen, or they may be reduced to subligulate staminodes ; and in functionally staminate flowers the pistil may be as large as in functionally carpellate flowers, but lacking fully developed ovules and fully differentiated stigma, or it may be somewhat reduced in size.

Throughout the genus flowers are characteristically 4-staminate with the stamens (or staminodes) inserted adaxially adjacent to the sepals. There is one exception in the material studied : in a collection of *Comptonella drupacea* (*MacKee 35789*) antepetalous staminodes are also present.



Pl. 3. — Fruits of **Comptonella** taxa : **1**, **C. glabra** Hartley ; **2a**, **C. oreophila** (Guillaumin) Hartley var. **oreophila** ; **2b**, **C. oreophila** var. **longipes** (Guillaumin) Hartley ; **3**, **C. drupacea** (Labill.) Guillaumin ; **4**, **C. microcarpa** (Perkins) Hartley ; **5**, **C. fruticosa** Hartley ; **6**, **C. baudouinii** (Baillon) Hartley ; **7a**, **C. lactea** (Baker f.) Hartley var. **lactea** ; **7b**, **C. lactea** var. **poissonii** (Guillaumin) Hartley ; **8**, **C. sessilifoliola** (Guillaumin) Hartley. (1, *MacKee 20961* ; 2a, *McPherson 2303* ; 2b, *MacKee 35086* ; 3, *MacKee 22252* ; 4, *MacKee 13631*; 5, *MacKee 18630* ; 6, *MacKee 14484* ; 7a, *MacKee 16434* ; 7b, *MacKee 14875* ; 8, *MacKee 3986*).

The progressive coalescence of the fruiting carpels demonstrated in *Comptonella*, from nearly apocarpous to almost completely syncarpous, is roughly paralleled in *Sarcomelicope*, and, as I have pointed out to be the case in the latter genus (Hartley, 1982), probably represents specialization for dispersal.

The most basic variable characters in *Comptonella*, listed in apparent order of decreasing evolutionary significance, are : 1) degree of fusion of the carpels ; 2) leaf complexity ; 3) presence or absence of indumentum. The present classification of the species is based on these characters and on the assumption that nearly free carpels, trifoliolate leaves, and absence of indumentum are more primitive character states than almost completely connate carpels, unifoliolate leaves, and presence of indumentum.

Key to the species

1. Leaves all unifoliolate (rarely occasional leaves trifoliate) .... 4. *C. microcarpa*

1'. Leaves all, or predominantly, trifoliolate.

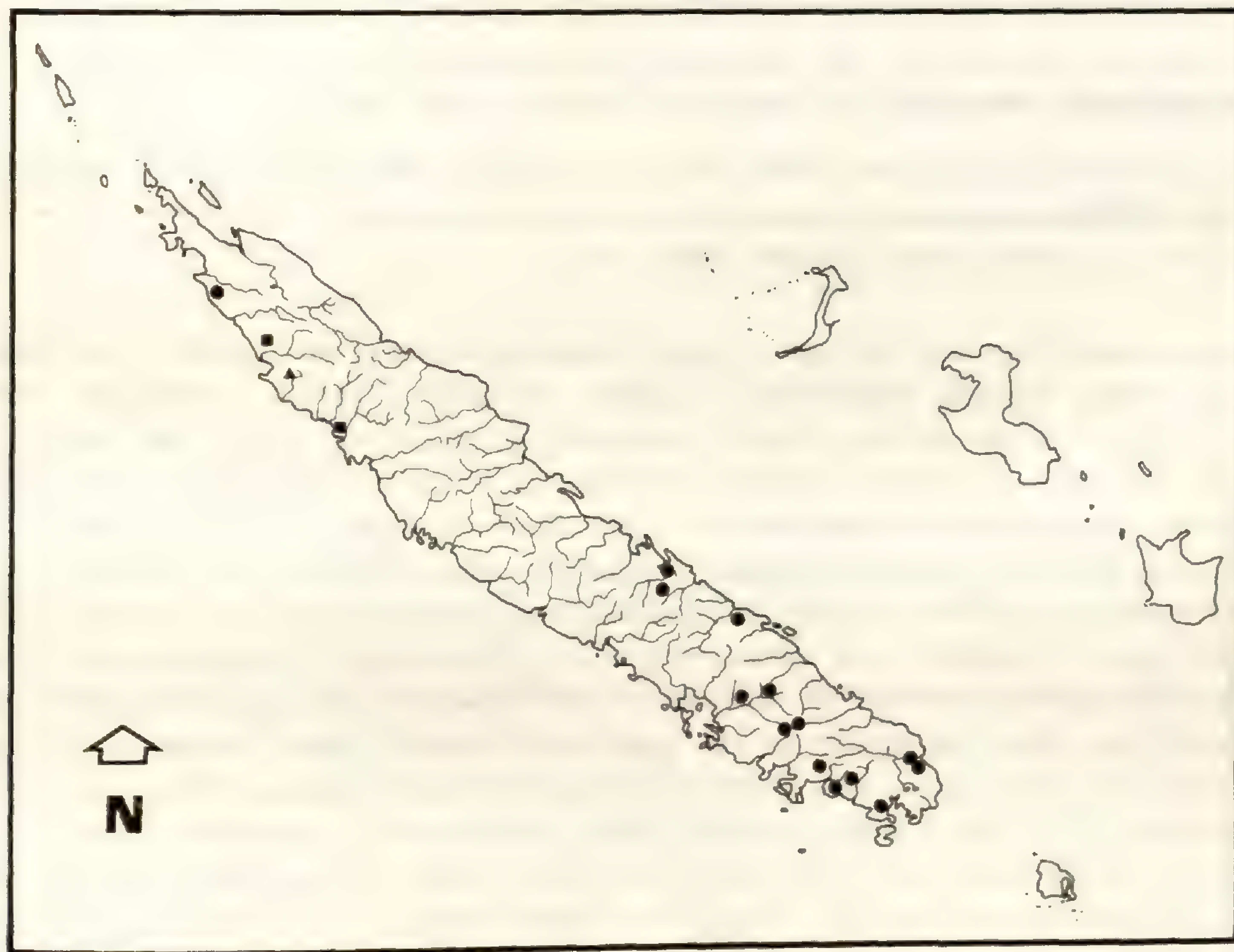
- 2. Plants completely glabrous. .... 1. *C. glabra*
- 2'. Plants with at least the axillary and terminal buds pubescent.
  - 3. Leaves 5-37 cm long, the petiole (at least in the larger leaves) 1.5-4 mm wide.
    - 4. Leaflets entirely glabrous or finely and sparsely pubescent on the midrib below ; sepals glabrous to finely pubescent ; inflorescences axillary and/or lateral or often restricted to the main stem and/or older branches ; pedicels 1-10 mm long ; fruiting carpels connate just at the base and appearing to be distinct, or connate for about 1/4-1/3(2/3) their length. .... 2. *C. oreophila*
    - 4'. Leaflets rather densely pubescent to nearly glabrous below ; sepals rather coarsely pubescent ; inflorescences axillary or axillary and lateral ; pedicels 0.5-2 mm long ; fruiting carpels connate for about 3/4 their length .... 8. *C. sessilifoliola*
  - 3'. Leaves 1.5-16 cm long, the petiole 0.5-1.5 mm wide.
    - 5. Leaves 1.5-7 cm long ; leaflets subcoriaceous to coriaceous, rounded to obtuse (and retuse) at the apex, main veins 3-6 on each side of midrib ; fruiting carpels connate for about 1/4 or 1/2 their length.
      - 6. Lateral leaflets mostly obliquely rounded at the base ; pedicels 0.5-1.5 mm long ; fruiting carpels connate for about 1/4 their length .... 5. *C. fruticosa*
      - 6'. Lateral leaflets cuneate to attenuate at the base ; pedicels 1.5-4 mm long ; fruiting carpels connate for about 1/2 their length .... 6. *C. baudouinii*
    - 5'. Leaves 3.5-16 cm long ; leaflets chartaceous to coriaceous, rounded (and often retuse) to acuminate at the apex, main veins 5-12 on each side of the midrib ; fruiting carpels connate just at the base and appearing to be distinct, or connate for about 1/2-3/4 their length.
      - 7. Leaflets subcoriaceous to coriaceous, the lateral leaflets obliquely rounded at the base ; fruiting carpels connate for about 3/4 their length ...... 8. *C. sessilifoliola*
      - 7'. Leaflets chartaceous to coriaceous, the lateral leaflets attenuate to cuneate or rarely obliquely obtuse at the base ; fruiting carpels connate just at the base and appearing to be distinct, or connate for about 1/2-3/4 their length.
        - 8. Sepals and petals finely pubescent, or rarely nearly glabrous, abaxially ; pedicels 0.5-2.5 mm long ; leaflets chartaceous to subcoriaceous ; fruiting carpels connate just at the base.. 3. *C. drupacea*
        - 8'. Sepals and petals coarsely to rather finely pubescent abaxially ; pedicels obsolete to 1.5 mm long ; leaflets subcoriaceous to coriaceous ; fruiting carpels connate for about 1/2-3/4 their length.............................. 7. *C. lactea*

1. **Comptonella glabra** Hartley, *sp. nov.*

Frutex usque 1 m altus ; ramulis et gemmis glabris ; foliis trifoliolatis (foliis infrequentibus unifoliolatis), 2.5-5 cm longis ; petiolo glabro, 0.5-1.5 cm longo, 0.8-1 mm lato ; foliolis subcoriaceis, glabris, elliptico-oblongis vel anguste oblanceolatis, 1.5-3.5 cm longis, 0.6-0.9 cm latis, basi oblique rotundatis vel cuneatis in foliolis lateralibus, cuneatis in foliolo terminali, venis primariis utrinsecus costæ 6-8, apice rotundatis vel obtusis, sæpe retusis ; inflorescentiis racemosis et paucifloris vel unifloris, axillaribus, 0.5-1 cm longis, glabris, pedicellis 1.5-2 mm longis ; floribus (tantum ♀ visis) ca. 1.5 mm latis ; sepalis glabris, obovatis vel ellipticis, ca. 1 mm longis, in fructu persistentibus ; petalis glabris, ellipticis, 2-2.5 mm longis, in fructu semipersistentibus ; gynoecio glabro, carpellis modo basi connatis ; fructibus glabris, carpellis evolutis 1 vel 2, modo basi connatis, aliter divergentibus, obovoideis, ca. 6 mm longis ; seminibus ca. 5 mm longis.

Type : *MacKee 20961*, Taom, Mt. Homédeboa, 800-900 m, fr., 16.10.1969 (holo-, P!).

Paratype : *MacKee 20973*, Taom, Mt. Homédeboa, 800-900 m, fl. ♀ and young fr., 16.10.1969, P!



Map 1. — Distributions of **Comptonella glabra** Hartley (▲), **C. fruticosa** Hartley (■) and **C. baudouinii** (Baillon) Hartley (●).

Shrub to 1 m high ; branchlets and buds glabrous. Leaves trifoliolate (occasional leaves unifoliolate), 2.5-5 cm long ; petiole glabrous, 0.5-1.5 cm long, 0.8-1 mm wide ; leaflets subcoriaceous, glabrous, elliptic-oblong to narrowly oblanceolate, 1.5-3.5 cm long,

0.6-0.9 cm wide, the base in lateral leaflets obliquely obtuse to cuneate, in terminal leaflet cuneate, the main veins 6-8 on each side of the midrib, the apex rounded to obtuse, often retuse. Inflorescences racemose and few-flowered or reduced to single flowers, axillary, 0.5-1 cm long, glabrous, the pedicels 1.5-2 mm long. Flowers (only functionally carpellate seen) about 1.5 mm wide ; sepals glabrous, obovate to elliptic, about 1 mm long, persistent in fruit ; petals glabrous, elliptic, 2-2.5 mm long, semi-persistent in fruit ; gynoecium glabrous, the carpels connate just at the base. Fruits glabrous ; developed carpels 1 or 2, connate just at the base, otherwise divergent, obovoid, about 6 mm long. Seeds about 5 mm long. — Pl. 2, *1* ; 3, *1*.

Distribution : Known only from Mt. Homédeboa. — Map 1.

Ecology : Maquis on serpentine soil ; 800-900 m alt. Flowering and fruiting in October.

None of the other species of *Comptonella* seems to be very closely related to *C. glabra.*

2. **Comptonella oreophila** (Guillaumin) Hartley, *comb. nov.*

— *Evodia ? oreophila* Guillaumin, Bull. Soc. Bot. Fr. 85 : 298 (1938), *non* Guillaumin, *ibid.*, 91 : 213 (1945).

Lectotype : (chosen here) *Balansa 2798a*, P!

Shrub or small tree to 9 m high ; young branchlets finely pubescent to glabrous ; buds sparsely to rather densely pubescent. Leaves trifoliolate (rarely occasional leaves unifoliolate), 7-37 cm long ; petiole finely pubescent to glabrous, 1.5-15 cm long, (1.2-)1.5-4 mm wide ; leaflets coriaceous, entirely glabrous or finely and sparsely pubescent on the midrib below, oblanceolate or occasionally obovate or elliptic, 5.5-22 cm long, 2.5-8.5 cm wide, the base in lateral leaflets obliquely rounded or less often obtuse, cuneate, or subattenuate, in terminal leaflet cuneate to attenuate, the main veins 8-13 on each side of the midrib, the apex rounded (and often retuse) to acuminate. Inflorescences paniculate and several- to many-flowered or reduced to few-flowered racemes or fascicles, axillary and/or lateral or often restricted to the main stem and/or older branches, 1-5 cm long, the peduncle, axis, branches, and pedicels finely pubescent to glabrous, the pedicels 1-10 mm long. Flowers 2.5-3.5 mm wide ; sepals finely pubescent to glabrous, ovate to ovate-triangular, 1-1.5 mm long, persistent in fruit ; petals white, glabrous or nearly so abaxially, pubescent to glabrous adaxially, elliptic to elliptic-oblong, 1.5-3 mm long, deciduous in fruit ; gynoecium pubescent to nearly glabrous, the carpels connate just at the base (functional carpels of var. *oreophila* not seen). Fruits glabrous or nearly so ; developed carpels 1-4, connate just at the base or for 1/4-1/3(-2/3) their length, otherwise divergent or suberect, subobovoid, 5-6.5 mm long. Seeds about 5 mm long.

Key to the varieties of *Comptonella oreophila*

1. Leaves 7-11.5 cm long ; lateral leaflets subattenuate to cuneate at the base ; inflorescences axillary and/or lateral ; pedicels 2-3.5 mm long ; fruiting carpels connate for 1/4-1/3 their length. .... 2a. var. *oreophila*
1'. Leaves 7-37 cm long ; lateral leaflets obliquely rounded or less often obtuse to cuneate at the base ; inflorescences axillary and/or lateral or often restricted to the main stem and/or older branches ; pedicels 1-10 mm long ; fruiting carpels connate just at the base or rarely for about 1/2 or 2/3 their length.. 2b. var. *longipes*

2a. **Comptonella oreophila** (Guillaumin) Hartley var. **oreophila**

Small tree about 6 m high. Leaves 7-11.5 cm long ; petiole 2-3.5 cm long, (1.2-) 1.5-2 mm wide ; leaflets 4.5-8 cm long, the base in lateral leaflets subattenuate to cuneate. Inflorescences axillary and/or lateral, the pedicels 2-3.5 mm long. Fruiting carpels about 5 mm long, connate for 1/4-1/3 their length. — Pl. 2, *2a* ; 3, *2a*.

Distribution : Known only from Mt. Humboldt, Mt. Kouakoué, and Mt. Mou. — Map 2.



Map 2. — Distributions of **Comptonella oreophila** (Guillaumin) Hartley var. **oreophila** (●) and **C. oreophila** var. **longipes** (Guillaumin) Hartley (▲).

Additional specimens examined : *Balansa 2798*, A ; *MacKee, leg. Cherrier, 39719*, CANB ; *McPherson 2303*, CANB ; *3121*, CANB.

Ecology : Rain forest on serpentine soil ; 600-1450 m alt. Fruiting in September and January.

2b. **Comptonella oreophila** (Guillaumin) Hartley var. **longipes** (Guillaumin) Hartley, *comb. & stat. nov.*

— *Dutaillyea ? longipes* Guillaumin, Mém. Mus. natn. Hist. nat., sér. B, Bot. 8 : 63 (1957).
— *Dutaillyea ? longipes* Guillaumin var. — Guillaumin, *ibid.* ; type : *Hurlimann 1990*, P!, Z!
— *Evodia ? fosteri* Guillaumin, Bull. Mus. natn. Hist. nat., sér. 2, 29 : 261 (1957) ; type : *Foster 79*, UC!

Lectotype (chosen here) : *Baumann-Bodenheim 14252*, P!

Shrub or small tree to 9 m high. Leaves 7-37 cm long ; petiole 1.5-15 cm long, 1.5-4 mm wide ; leaflets 5.5-22 cm long, the base in lateral leaflets obliquely rounded or less often obtuse to cuneate. Inflorescences axillary and/or lateral or often restricted to the main stem and/or older branches, the pedicels 1-10 mm long. Fruiting carpels 5-6.5 mm long, connate just at the base or rarely for about 1/2 or 2/3 their length. — Pl. 2, *2b*, *2c* ; 3, *2b*.

Distribution : From the vicinity of Pouébo southeast to Riv. des Pirogues. — Map 2.

Additional representative specimens (45 collections examined) : *Balansa 1798*, A ; *Bernardi 10188*, B, L ; *Hartley 14905*, CANB ; *Hürlimann 1429*, L ; *MacKee 6523*, P ; *12692*, P ; *15331*, P ; *20107*, P ; *28792*, P ; *29241*, P ; *35086*, CANB ; *35504*, CANB ; *37781*, CANB ; *McPherson 3134*, CANB ; *Sévenet & Pusset 1555*, NOU ; *Veillon 1989*, CANB.

Ecology : Rain forest or occasionally maquis ; on serpentine, schistose, micaschistose, and argillaceous soils ; 150-1300 m alt. Flowering May to August ; fruiting June to February, and April.

Comptonella oreophila is extremely variable in leaf size and shape (Pl. 2, *2a-2c* ; larger leaves, not illustrated, reach 37 cm in length), degree of connation of the fruiting carpels (Pl. 3, *2a*, *2b*), position of the inflorescences (cauliflorous to lateral and axillary), and pedicel length (1-10 mm). Most of this variability is exhibited by var. *longipes*, but there does not seem to be sufficient morphologic discontinuity, nor sufficiently distinct combinations of the character states, to warrant further taxonomic subdivision.

The fruits of var. *longipes* are consistently nearly apocarpous with two exceptions : in *MacKee 37781* all of the fruits are nearly apocarpous except for one, in which the carpels are connate for about 1/2 their length, and in *MacKee 20107* all of the fruiting carpels are connate for about 2/3 their length. In all other features these specimens are characteristic of large-leaved plants of var. *longipes*.

The fruiting carpels of one collection of var. *longipes* (*McPherson 3134*) each have an adaxial-apical longitudinal fissure in the outer pericarp. This feature has not been

noted elsewhere in the genus and is probably atavic, reflecting dehiscent-fruited ancestry.

GUILLAUMIN based *Euodia oreophila* on three BALANSA collections, namely, *1798*, from Mt. Arago, *2798* and *2798a* (the latter chosen here as the lectotype), both from Mt. Mou. The latter two collections are nearly identical, morphologically ; *1798* matches more closely the lectotype of *Dutaillyea longipes*.

Dutaillyea longipes was based on five collections, namely, *Baumann-Bodenheim 14015*, *14089*, and *14252* (the last chosen here as the lectotype), all from Mois de Mai, *Hürlimann 429*, from Ouinné-Sakel, and *Hürlimann 982*, from Mgne. des Sources. I have seen only the lectotype. It seems likely that the Ouinné-Sakel collection was misquoted ; the sheet of *Hürlimann 1429* cited above under var. *longipes* was distributed as a type of *Dutaillyea longipes*.

Small-leaved specimens of *Comptonella oreophila* var. *longipes* are morphologically quite similar to many specimens of *C. drupacea* (except that the former have thicker-textured leaflets, lateral leaflets usually obliquely rounded — as opposed to usually cuneate to attenuate — at the base, and wider petioles) ; it seems probable that the two taxa are quite closely related.

3. **Comptonella drupacea** (Labill.) Guillaumin

Bull. Soc. Bot. Fr. 85 : 298, 299 (1938).
— *Evodia drupacea* LABILL., Sertum austro-caled. : 73, *tab. 74* (1825).
— *Ampacus drupacea* (LABILL.) KUNTZE, Rev. Gen. 1 : 98 (1891).
— *Evodia canalensis* BAKER f., Journ. Linn. Soc., Bot. 45 : 282 (1921) ; type : *Compton 1196*, BM!

TYPE : *Labillardière s.n.* (holo-, FI-W! ; iso-, G-DC!, G!).

Shrub or small to medium tree to 12 m high ; young branchlets finely pubescent to glabrous ; buds pubescent. Leaves trifoliolate (occasional or rather frequent leaves unifoliolate), 4-16 cm long ; petiole finely pubescent to glabrous, 1-3.5 cm long, 0.8-1.5 mm wide ; leaflets chartaceous to subcoriaceous, entirely glabrous or finely and sparsely pubescent below, especially on the midrib, elliptic to obovate to oblanceolate, 2-13.5 cm long, 0.8-5.5 cm wide, the base in lateral leaflets cuneate to attenuate or rarely obliquely obtuse, in terminal leaflet cuneate to attenuate, the main veins 6-12 on each side of the midrib, the apex rounded (and often retuse) to acuminate. Inflorescences paniculate, few- to many-flowered, axillary and usually lateral, 1-4 cm long, the peduncle, axis, branches, and pedicels finely pubescent, the pedicels 0.5-2.5 mm long. Flowers 1.5-2.5 mm wide ; sepals finely pubescent or rarely nearly glabrous, ovate to triangular, 0.5-1 mm long, persistent or deciduous in fruit ; petals white to pale yellow, finely pubescent or rarely nearly glabrous abaxially, sparsely pubescent adaxially, ovate to ovate-elliptic, 1-2 mm long, deciduous in fruit ; gynoecium pubescent, the carpels connate just at the base (in one collection seemingly fused for a slightly greater length). Fruits glabrous or nearly so : developed carpels 1-3, connate just at the base, otherwise divergent, obovoid, 5.5-8 mm long. Seeds 4.5-6.5 mm long. — Pl. 1 ; 2, *3a-3d* ; 3, *3*.

DISTRIBUTION : Throughout the island. — Map 3.

Additional representative specimens (113 collections examined) : *Balansa 1020*, A, B, L, NY, P, UC ; *Bernardi 9798*, A, B, L, NY, P ; *Cabalion 409*, CANB ; *Däniker 1553b*, U ; *Foster 151*, BISH, UC ; *Franc 1707*, A, BRI, NY, UC ; *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 13284*, NY ; *Hartley 14853*, CANB ; *MacKee 15353*, P ; *17072*, P ; *20729*, P ; *22252*, P ; *27877*, P ; *28815*, P ; *35374*, CANB ; *McMillan 5005*, BISH, UC ; *McPherson 3750*, CANB ; *Morat 6572*, CANB ; *Schodde 5198*, CANB ; *Veillon 2470*, CANB ; *Vieillard 303, 307 p.p.*, GH ; *Webster & Hildreth 14870*, GH ; *White 2233*, A, BRI.

Ecology : Maquis, rain forest, gallery forest, littoral forest, and dry scrub ; on serpentine, schistose, micaschistose, and alluvial soils ; sea level to 1500 m alt. Flowering April to August, and rarely October (five collections, see below) and December (two Franc collections) ; fruiting throughout the year.



Map 3. — Distribution of **Comptonella drupacea** (Labill.) Guillaumin.

Apart from considerable variability in leaf size (Pl. 2, *3a-3d*), most of the material examined of *Comptonella drupacea* is morphologically quite homogeneous. There is one fairly distinct variant, however, and it may prove to merit formal taxonomic recognition when complete material is known. It is represented by five flowering collections from the northwestern part of the island (*MacKee 5532* and *13570*, and *Thorne 28225*, all from Mt. Kaala ; *MacKee 21001*, from Mt. Homédeboa ; and *MacKee 35789*, from Mt. Taom)

and differs from other material of the species in flowering time (October, as opposed to April to August, and rarely December) and in having sepals and petals nearly glabrous (as opposed to finely pubescent) abaxially. Also, in the one collection with functionally carpellate flowers (*Thorne 28225*), its carpels seem to be fused for a slightly greater length than in other material of *C. drupacea*, but fruiting material is needed to substantiate this.

Comptonella drupacea is clearly most closely related to *C. microcarpa*, from which it differs essentially only in leaf complexity (predominantly trifoliolate as opposed to predominantly unifoliolate). It also appears to be quite closely related to *C. oreophila* var. *longipes* (see there).

4. **Comptonella microcarpa** (Perkins) Hartley, *comb. nov.*

— *Hedycarya microcarpa* Perkins in Engler, Pflanzenreich 4, 101, Nachträge (Heft 49) : 4 (1911) ; Jérémie, Adansonia, ser. 2, 18 : 44, *tab. 8, figs. 11-14* (1978) ; Jérémie, Fl. Nouvelle-Calédonie 11 : 150 (1982), *a Hedycarya sp. excl.*

— *Comptonella albiflora* Baker f., Journ. Linn. Soc., Bot. 45 : 281, *tab. 15, figs. 1-6* (1921) ; type : *Compton 1542*, BM!

Type : *Caldwell s.n.* (holo-, K — only a photograph seen).

Shrub or small tree to 10 m high ; young branchlets finely pubescent to glabrous ; buds pubescent. Leaves unifoliolate (rarely occasional leaves trifoliolate), 3-11.5(-17) cm long ; petiole finely pubescent to glabrous, 0.7-2(-5) cm long, 0.6-1.5 mm wide ; leaflet chartaceous to subcoriaceous, entirely glabrous or finely and sparsely pubescent on the midrib below, elliptic to obovate or occasionally oblanceolate, 2.3-9.5(-12.5) cm long, 1.3-5(-7) cm wide, the base rounded to attenuate, the main veins 6-12 on each side of the midrib, the apex rounded (and often retuse) to acuminate. Inflorescences paniculate, few- to several-flowered, axillary and usually lateral, 0.5-2.5 cm long, the peduncle, axis, branches, and pedicels finely pubescent, the pedicels 1-2.5(-3.5) mm long. Flowers 2-3 mm wide ; sepals finely pubescent, ovate-triangular, 0.5-0.8 mm long, persistent or deciduous in fruit ; petals white to pale yellow, finely pubescent abaxially, sparsely pubescent to nearly glabrous adaxially, ovate to elliptic, 1-2.5 mm long, deciduous in fruit ; gynoecium pubescent, the carpels connate just at the base. Fruits finely and sparsely pubescent to glabrous ; developed carpels 1-4, connate just at the base, otherwise divergent, obovoid, 5-6 mm long. Seeds 3.5-4 mm long. — Pl. 2, *4a-4c* ; 3, *4*.

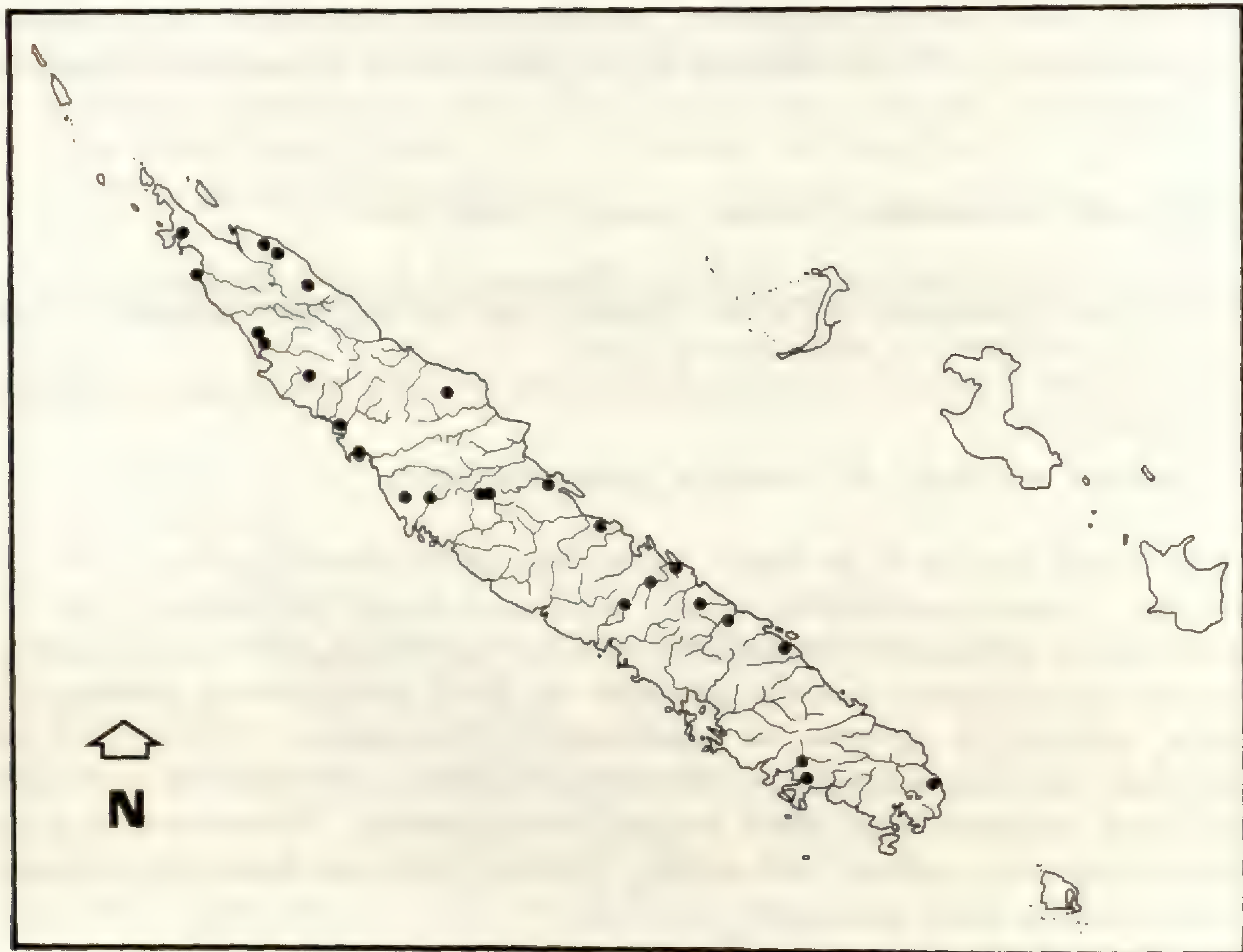
Distribution : Scattered throughout the island. — Map 4.

Additional representative specimens (47 collections examined) : *Balansa 1796 p.p.*, A, B, L ; *Deplanche 308*, P ; *Franc 2474*, A, L, NSW, NY, UC, W ; *Le Rat 2424*, A, L, P ; *MacKee 13631*, P ; *15434*, P ; *18585*, P ; *25047*, P ; *27982*, P ; *35206*, CANB ; *McMillan 5203*, A, BISH, L, UC ; *McPherson 2547*, CANB ; *Schodde 5259*, CANB ; *Thorne 28128*, GH, L ; *Veillon 1990*, CANB ; *Vieillard 2482*, P.

Ecology : Maquis, rain forest, gallery forest, and dry scrub ; on serpentine, or, less often, schistose, gneissic, argillaceous, or alluvial soils ; sea level to 1000 m alt. Flowering in February, March, and May to August ; fruiting in January, April, June, July, September, October, and December.

Except for considerable variability in size and shape of leaves, *Comptonella microcarpa* is remarkably homogeneous morphologically. It is most closely related to *C. drupacea* (see there).

As J. Jérémie has noted (1982, p. 150, and *in litt.*), Dr. H. S. MacKee was the first to discover that *Hedycarya microcarpa* is conspecific with *Comptonella albiflora*.



Map 4. — Distribution of **Comptonella microcarpa** (Perkins) Hartley.

5. **Comptonella fruticosa** Hartley, *sp. nov.*

Frutex humilis usque 0.5 m altus ; ramulis novellis subtiliter pubescentibus ; gemmis pubescentibus ; foliis trifoliolatis (foliis infrequentibus unifoliolatis), 1.5-5 cm longis ; petiolo subtiliter pubescenti, mox glabro, 0.4-1.5 cm longo, 0.6-1 mm lato ; foliolis subcoriaceis, omnino glabris vel subtus in costa subtiliter et sparse pubescentibus, ellipticis vel obovatis, 1.2-3 cm longis, 0.4-1.2 cm latis, basi oblique rotundatis vel interdum oblique obtusis in foliolis lateralibus, cuneatis in foliolo terminali, venis primariis utrinsecus costæ 5-6, apice obtusis vel rotundatis, retusis. Inflorescentiis paniculatis et plurifloris vel racemosis et paucifloris, axillaribus, 0.7-1.5 cm longis, pedunculo, axe, ramis, et pedicellis subtiliter pubescentibus, pedicellis 0.5-1.5 mm longis ; floribus 2-2.5 mm latis ; sepalis subtiliter pubescentibus, ovato-triangularibus, 1-1.5 mm longis, in fructu persistentibus ; petalis albis vel luteolis, abaxialiter subtiliter pubescentibus, adaxialiter sparse pubescentibus, ovatis, 1.5-2 mm longis ; gynoecio pubescenti, carpellis ca. 1/4 longitudine connatis ; fructibus subtiliter et sparse pubescentibus, carpellis evolutis 2 vel 3, ca. 1/4 longitudine connatis, aliter divergentibus, ellipsoideis, 5-5.5 mm longis ; seminibus ca. 4.5 mm longis.

Type : *MacKee 18630*, Voh, Mt. Katépahié, 600 m, fr., 5.4.1968 (holo-, P!)

Paratypes : *MacKee 15293*, Mt. Kaala, 1050 m, fl. ♂ & fl. ♀ (on separate specimens), 9.7.1966, P! ; *33487*, *ibid.*, pente N, 800 m, fl. ♂, 16.7.1977, CANB!

Low shrub to 0.5 m high ; young branchlets finely pubescent ; buds pubescent. Leaves trifoliolate (occasional leaves unifoliolate), 1.5-5 cm long ; petiole finely pubescent, becoming glabrous, 0.4-1.5 cm long, 0.6-1 mm wide ; leaflets subcoriaceous, entirely glabrous or finely and sparsely pubescent on the midrib below, elliptic to obovate, 1.2-3 cm long, 0.4-1.2 cm wide, the base in lateral leaflets obliquely rounded or occasionally obliquely obtuse, in terminal leaflet cuneate, the main veins 5-6 on each side of the midrib, the apex obtuse to rounded, retuse. Inflorescences paniculate and several-flowered or reduced to few-flowered racemes, axillary, 0.7-1.5 cm long, the peduncle, axis, branches, and pedicels finely pubescent, the pedicels 0.5-1.5 mm long. Flowers 2-2.5 mm wide ; sepals finely pubescent, ovate-triangular, 1-1.5 mm long, persistent in fruit ; petals white or pale yellow, finely pubescent abaxially, sparsely pubescent adaxially, ovate, 1.5-2 mm long ; gynoecium pubescent, the carpels connate for about 1/4 their length. Fruits finely and sparsely pubescent ; developed carpels 2 or 3, connate for about 1/4 their length, otherwise divergent, ellipsoid, 5-5.5 mm long. Seeds about 4.5 mm long. — Pl. 2, *5* ; 3, *5*.

Distribution : Known only from Mts. Kaala and Katépahié. — Map 1.

Ecology : Maquis on serpentine soil ; 600-1050 m alt. Flowering in July ; fruiting in April.

Comptonella fruticosa is probably most closely related to *C. baudouinii*, from which it differs in having lateral leaflets usually obliquely rounded (as opposed to cuneate to attenuate) at the base, shorter pedicels, and slightly less syncarpous fruits.

6. **Comptonella baudouinii** (Baillon) Hartley, *comb. nov.*

— *Evodia ? baudouini* Baillon, Adansonia 10 : 326 (1871-1873).
— *Evodia ? hurlimannii* Guillaumin, Mém. Mus. natn. Hist. nat., sér. B, Bot. 8 : 62 (1957) ; type : *Hürlimann 664*, P!, Z!

Type : *Baudouin s.n.* (holo-, P!).

Low shrub to small tree 4 m high ; young branchlets finely pubescent to glabrous ; buds pubescent. Leaves trifoliolate (occasional leaves unifoliolate), 1.5-7 cm long ; petiole finely pubescent to glabrous, 0.5-3 cm long, 0.5-1 mm wide ; leaflets subcoriaceous, entirely glabrous or occasionally finely and sparsely pubescent below, elliptic-oblong to obovate, oblanceolate, or spatulate, 1-4.5 cm long, 0.5-2.5 cm wide, the base cuneate to attenuate in lateral and terminal leaflets, the main veins 3-6 on each side of the midrib, the apex obtuse to rounded, usually retuse. Inflorescences paniculate and several-flowered or reduced to few-flowered racemes, axillary, 0.5-3 cm long, the peduncle, axis, branches, and pedicels finely pubescent to nearly glabrous, the pedicels 1.5-4 mm long. Flowers 2-2.5 mm wide ; sepals finely pubescent to glabrous, ovate-triangular to rounded, 0.5-1 mm long, persistent in fruit ; petals white, greenish white, or pale rose, finely pubescent to glabrous abaxially, sparsely to rather densely pubescent adaxially, ovate to elliptic,

1.5-2 mm long, persistent or semi-persistent in fruit ; gynoecium pubescent, the carpels connate for about 1/2 their length. Fruits finely and sparsely pubescent ; developed carpels 1-4, connate for about 1/2 their length, otherwise divergent, ellipsoid, 5-5.5 mm long. Seeds 3.5-4.5 mm long. — Pl. 2, *6a-6c* ; 3, *6*.

Distribution : Mainly in the south and south-central part of the island ; rare in the north. — Map. 1

Additional specimens examined : *Balansa 1795*, P ; *1795a*, BO ; *Deplanche 306* (*Vieillard 292*), GH ; *Franc 2072*, A, BRI, MEL, NY, UC, US ; *Green 1259*, A, L ; *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 11350*, P ; *Le Rat 2866*, P ; *MacKee 4409*, L ; *4983A*, A, L ; *14484*, P ; *15471*, P ; *17255*, P ; *29450*, *leg. Veillon*, P ; *39596*, CANB ; *McMillan 5057*, A, BISH, L, UC ; *5191*, A, BISH, L, UC.

Ecology : Maquis and occasionally gallery forest ; apparently restricted to serpentine soil ; sea level to about 1000 m alt. Flowering in February, July, August, and October ; fruiting in March, October, and November.

The two northern collections of *Comptonella baudouinii*, *MacKee 39596*, from Mt. Koniambo, and *McMillan 5057*, from Dôme de Tiébaghi, tend to have leaves in the small size range (down to 1.5 cm long) and unusually short pedicels (down to 1.5 mm), but they do not appear to be morphologically distinct from the other material of the species.

In his original description of *Euodia hurlimannii*, Guillaumin noted that it approaches *Euodia baudouinii* but is distinguished... « par ses feuilles moins épaisses et ses filets staminaux glabres et très aplatis. » In the type collections of these two species (respectively, *Hürlimann 664*, which is in bud only and is functionally carpellate, and *Baudouin s.n.*, which is in flower and is functionally staminate) there is only a slight (and insignificant, in the context of *Comptonella baudouinii* as the species is interpreted here) difference in leaflet texture. The immature staminal filaments of the former type have, in fact, some trichomes on their adaxial surface (pubescence of staminal filaments does not reach its full development in *Comptonella* until anthesis), and it is characteristic in the genus for non-functional stamens, as they are in the Hürlimann collection, to have filaments more flattened than in functional stamens.

Comptonella baudouinii is probably most closely related to *C. fruticosa* (see there).

7. **Comptonella lactea** (Baker f.) Hartley, *comb. nov.*

— *Evodia lactea* Baker f., Journ. Linn. Soc., Bot. 45 : 282 (1921).

Type : *Compton 2122* (holo-, BM!).

Shrub or occasionally small tree to 6 m high ; young branchlets rather coarsely to finely pubescent ; buds pubescent. Leaves trifoliolate (occasional leaves unifoliolate), 3.5-9.5 cm long ; petiole rather coarsely to finely pubescent, usually becoming glabrous, 1-3 cm long, 1-1.5 mm wide ; leaflets subcoriaceous to coriaceous, entirely glabrous or finely and sparsely pubescent below, especially on the midrib, obovate to oblanceolate or occasionally elliptic, 2.5-7.5 cm long, 1-2.5 cm wide, the base in lateral leaflets cuneate

to attenuate, in terminal leaflet attenuate, the main veins 5-7(-8) on each side of the midrib, the apex rounded (and usually retuse) to acuminate. Inflorescences paniculate, few- to several-flowered, axillary and often lateral, 0.7-2 cm long, the peduncle, axis, branches, and pedicels rather coarsely to finely pubescent, the pedicels obsolete to 1.5 mm long. Flowers 2-3 mm wide ; sepals rather finely to coarsely pubescent, ovate-triangular to rounded, 0.7-1 mm long, persistent in fruit ; petals pale yellow, yellow, or greenish yellow, rather finely to coarsely pubescent abaxially, pubescent adaxially, ovate, 1.5-2.5 mm long, persistent or semi-persistent in fruit ; gynoecium pubescent, the carpels connate for about 1/2-3/4 their length. Fruits pubescent to nearly glabrous ; developed carpels 1-4, connate for about 1/2-3/4 their length, 3.5-7 mm long. Seeds 3-4 mm long.

Key to the varieties of *Comptonella lactea*

1. Flowers 2-2.5 mm wide ; perianth rather finely to coarsely pubescent abaxially, the petals 1.5-2 mm long ; fruiting carpels sparsely pubescent, 3.5-4 mm long, connate for about 1/2-3/4 their length. .... 7a. var. *lactea*

1'. Flowers 2.5-3 mm wide ; perianth coarsely pubescent abaxially, the petals 2-2.5 mm long ; fruiting carpels densely to rather sparsely pubescent, 5.5-7 mm long, connate for about 3/4 their length. .... 7b. var. *poissonii*

7a. **Comptonella lactea** (Baker f.) Hartley var. **lactea**

Shrub 1-4 m high. Leaves 3.5-8 cm long. Flowers 2-2.5 mm wide ; perianth rather finely to coarsely pubescent abaxially, the sepals 0.7-1 mm long ; the petals 1.5-2 mm long. Fruiting carpels sparsely pubescent, connate for about 1/2-3/4 their length, 3.5-4 mm long. — Pl. 2, *7a* ; 3, *7a*.

Distribution : Balade southeast to Mt. Nékando. — Map 5.

Additional representative specimens (16 collections examined) : *MacKee 14875*, P ; *18681*, P ; *20061*, P ; *21568*, P ; *McPherson 3445*, CANB ; *Veillon 2041*, CANB ; *Vieillard 307 p.p.*, L.

Ecology : Maquis or occasionally rain forest or open forest ; on serpentine or schistose soil ; 200-1600 m alt. Flowering in October and December ; fruiting January to June, and September.

7b. **Comptonella lactea** (Baker f.) Hartley var. **poissonii** (Guillaumin) Hartley, *comb. & stat. nov.*

— *Dutaillyea poissonii* Guillaumin, Bull. Soc. Bot. Fr. 85 : 300 (1938).

Type : *Pancher 275* (*Vieillard 2454*) (iso-, MEL!, NY!, P!).

Shrub or small tree to 6 m high. Leaves 4.5-9.5 cm long. Flowers 2.5-3 mm wide ; perianth coarsely pubescent abaxially, the sepals about 1 mm long, the petals 2-2.5 mm

long. Fruiting carpels densely to rather sparsely pubescent, connate for about 3/4 their length, 5.5-7 mm long. — Pl. 2, *7b*, *7c* ; 3, *7b*.

Distribution : Restricted to the southern part of the island. — Map 5.

Additional representative specimens (23 collections examined) : *Franc 1907a*, A, E, UC ; *Hartley 14941*, CANB ; *MacKee 16434*, P ; *22866*, P ; *32257*, CANB ; *McPherson 2338*, CANB ; *Schlechter 15186*, BO, GH, L, NSW, PR, W, WRSL ; *Thorne 28709*, GH, L ; *Veillon 1070*, CANB.



Map 5. — Distributions of **Comptonella lactea** (Baker f.) Hartley var. **lactea** (●) and **C. lactea** var. **poissonii** (Guillaumin) Hartley (▲).

Ecology : Maquis, rain forest, and open forest ; on serpentine soil ; near sea level to 1100 m alt. Flowering August to January, and June ; fruiting in November, January, and February.

Chalcid wasps were found in seeds of both varieties of *Comptonella lactea*, for example in *MacKee 14875* (var. *lactea*) and *Veillon 1070* (var. *poissonii*), and in nearly every fruiting specimen of the species at least some of the fruits show evidence (a hole in the pericarp and an empty seed in the corresponding locule) of the emergence of these insects. The comparatively larger fruits of var. *poissonii* may be the result of a galling effect (a proliferation of the mesocarp tissue) which does not occur in var. *lactea* ; in both varieties the locules and seeds are about the same size.

The flowers and fruits of *Comptonella lactea* match most closely those of *C. sessilifoliola*, and the two species are probably quite closely related. They differ markedly on the leaves, however, those of the latter having lateral leaflets obliquely rounded or occasionally obliquely obtuse (as opposed to cuneate or attenuate) at the base.

8. **Comptonella sessilifoliola** (Guillaumin) Hartley, *comb. nov.*

— *Dutaillyea sessilifoliola* Guillaumin, Bull. Mus. natn. Hist. nat., sér. 2, 4 : 690 (1932).

Type : *Franc s.n.* (holo-, P!).



Map 6. — Distribution of **Comptonella sessilifoliola** (Guillaumin) Hartley.

Shrub or small to medium tree to 15 m high ; young branchlets rather coarsely to finely pubescent ; buds pubescent. Leaves trifoliolate (occasional leaves unifoliolate), 4-29 cm long ; petiole rather coarsely to finely pubescent, often becoming glabrous, 1-10 cm long, (1-)1.5-4 mm wide ; leaflets subcoriaceous to coriaceous, rather densely pubescent to nearly glabrous below, sparsely pubescent to glabrous above, elliptic to obovate to oblanceolate, 3-19 cm long, 1-10 cm wide, the base in lateral leaflets obliquely rounded or occasionally obliquely obtuse, in terminal leaflet cuneate to attenuate, the main veins 7-16 on each side of the midrib, the apex rounded (and usually retuse) to acuminate. Inflorescences paniculate, several- to many-flowered, axillary and often lateral, 1-4 cm long,

the peduncle, axis, branches, and pedicels rather coarsely to finely pubescent, the pedicels 0.5-2 mm long. Flowers 2-2.5 mm wide ; sepals rather coarsely to finely pubescent, ovate-triangular, 0.5-1 mm long, persistent in fruit ; petals white to pale yellow, rather coarsely to finely pubescent abaxially, pubescent to nearly glabrous adaxially, ovate, (1-)1.5-2.5 mm long, deciduous or semi-persistent in fruit ; gynoecium pubescent, the carpels connate for about 3/4 their length. Fruits glabrous or nearly so ; developed carpels 1-4, connate for about 3/4 their length, 4-5 mm long. Seeds 3-4 mm long. — Pl. 2, *8a-8c* ; 3, *8*.

Distribution : Mt. Ignambi southeast to Mt. Oungoné. — Map 6.

Additional representative specimens (56 collections examined) : *Balansa 1017a*, A, B, L, NY, P, UC ; *Bernardi 9493*, B, L ; *Franc 2032*, A, BRI, UC ; *Hartley 14845*, CANB ; *MacKee 3986*, K, L, P ; *4290*, K, L ; *5092*, A, BISH, K, L ; *13294*, P ; *17118*, P ; *17191*, P ; *20632*, P ; *23872*, P ; *27030*, P ; *27768*, P ; *31638*, CANB ; *34226*, CANB ; *McPherson 2971*, CANB ; *Veillon 3816*, CANB ; *Vieillard 2452*, A, GH, P.

Ecology : Rain forest or rarely gallery forest or maquis ; on serpentine or schistose soil ; 100-1000 m alt. Flowering July to September, and April ; fruiting January to May, and July, October, and November.

Local name (vicinity of Monéo) : Eou (*fide MacKee 28061*).

Comptonella sessilifoliola grows mainly in rain forest where it is a tall shrub or small to medium tree with leaves usually more than 15 cm long. From this it grades into a small shrub of maquis with leaves mostly 4-6 cm long.

As is noted above, *Comptonella sessilifoliola* is probably quite closely related to *C. lactea*.

Acknowledgements : I wish to thank the directors and curators of the herbaria listed above for making specimens in their care available to me. Thanks are also extended to Dr. H. S. MacKee, Nouméa, whose good eye in the field has contributed so much excellent material to this study, to Dr. Th. Sévenet, Laboratoire des Plantes Médicinales du C.N.R.S., Montravel, Nouméa, whose invitation led to my making a study visit to New Caledonia in 1979, and to Dr. M. D. Crisp, the Australian Botanical Liaison Officer at Kew in 1981, for providing me with a photograph of the type of *Hedycarya microcarpa*.

REFERENCES

Baudouin, G., Tillequin, F., Koch, M., Pusset, J. & Sévenet, T., 1981. — Plantes de Nouvelle-Calédonie. LXXIII. Alcaloïdes de Dutaillyea oreophila et de Dutaillyea drupacea. *Journ. Nat. Prod.* 44 : 546-550.

Engler, A., 1931. — Rutaceæ. *Nat. Pflanzenfam.*, ed. 2, 19a : 187-358.

Guillaumin, A., 1938. — Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie LII. Révision des Rutacées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 85 : 294-305.

Hartley, T. G., 1967. — A revision of the genus Lunasia (Rutaceæ). *Journ. Arnold Arb.* 48 : 460-475.

Hartley, T. G., 1977. — A revision of the genus Bosistoa (Rutaceæ). *Journ. Arnold Arb.* 58 : 416-436.

Hartley, T. G., 1981. — A revision of the genus Tetradium (Rutaceæ). *Gard. Bull. Sing.* 34 : 91-131.

Hartley, T. G., 1982. — A revision of the genus Sarcomelicope (Rutaceæ). *Aust. Journ. Bot.* 30 : 359-372.

Jérémie, J., 1982. — Monimiaceæ. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 11 : 127-155.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **5**, 1983,
section B, *Adansonia,* nº 4 : 415-435.

Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre *Minuartia* (*Caryophyllaceæ*). I. Sect. *Minuartia*

T. Çelebioğlu, C. Favarger & K.-L. Huynh

Résumé : La testa des graines de 29 taxons appartenant à la section *Minuartia* du genre *Minuartia* (Caryophyllacées) a été examinée au *M.E.B.* Les espèces, et parfois même certaines variétés d'une même espèce, peuvent être identifiées par les détails de la structure fine de cette enveloppe. Les caractères qui ont été retenus en premier sont : l'ornementation des cellules épidermiques de la zone médiane, la forme et l'ornementation des papilles, et le degré de différenciation des cellules de la zone médiane. Ces critères semblent avoir une importance taxonomique et phylogénétique. Tandis que les ser. *Xeralsine*, *Setaceæ* et *Campestres* se montrent assez homogènes sous le rapport de la testa, les ser. *Minuartia*, *Montanæ* et *Leucocephalæ* offrent une large gamme de variations structurales. Les auteurs proposent de transférer la ser. *Leucocephalæ* dans la subsect. *Minuartia*.

Summary : The seed-coat of twenty nine taxa belonging to the *Minuartia* section of the genus *Minuartia* (*Caryophyllaceæ*) has been investigated by the *S.E.M.* Almost each species, and sometimes also several varieties of the same species could be identified by the details of their fine structure. The chief characters retained by the authors are the following : the ornamentation of the outer cells of the median zone, the shape and the ornamentation of the papillæ and the degree of differenciation of the cells of the mediane zone. These criteria seem to have a taxonomical and phylogenetical importance. Whereas the ser. *Xeralsine*, *Setaceæ* and *Campestres* display a relative uniformity in the seed-coat, on the contrary, the ser. *Minuartia*, *Montanæ* and *Leucocephalæ* show a large range of structural variation. The authors propose to transfer the ser. *Leucocephalæ* into the subsect. *Minuartia*.

Tülay Çelebioğlu, Ist. Univ. Fen Fak., Biyoloji Bölümü, Süleymaniye-Istanbul, Turquie.
Claude Favarger & Kim-Lang Huynh, Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Chantemerle 22, 2000 Neuchâtel, Suisse.

INTRODUCTION

Depuis une douzaine d'années, l'emploi du microscope électronique à balayage (*M.E.B.* ou *S.E.M.*) comme technique adjuvante de la taxonomie des Spermatophytes s'est généralisé. Son importance en systématique ainsi que les aspects méthodologiques du traitement des informations obtenues ont été examinés en détail par Heywood (1971). Étant

donné la grande spécificité des graines, visible souvent déjà à la loupe stéréoscopique, il n'est pas étonnant que d'assez nombreux travaux aient été consacrés à l'architecture et à la sculpture fines du spermoderme.

Dans leur revue critique, Brisson & Peterson (1976) ont dressé la liste des genres d'Angiospermes dans lesquels la testa des graines a fait l'objet d'une étude au *M.E.B.* A cette liste, d'ailleurs non exhaustive, il convient d'ajouter un certain nombre de références. Ce sont, en particulier, les importants travaux de Stork (1972), de Stork & Wüest (1978, 1980) et de Stork, Snogerup & Wüest (1980) sur divers genres de *Cruciferæ* (= *Brassicaceæ*), ceux de Geslot (1980) sur le genre *Campanula* et de Lecompte-Barbet (1981) sur le genre *Ononis*.

Dans la famille des *Caryophyllaceæ*, les travaux mentionnés par Brisson & Peterson (*l.c.*) et ceux qui ont paru depuis, portent en général sur un petit groupe de taxons voisins que l'étude des graines au *M.E.B.* a contribué à distinguer les uns des autres. Tels sont ceux d'Echlin (1956) sur deux sous-espèces d'*Arenaria ciliata*, de Stant (1973) sur *Petrorhagia*, de Godeau (1973*a*) sur les *Arenaria* armoricains du groupe *serpyllifolia*, de Godeau (1973*b*) sur les *Stellaria* du groupe *media* et de Morton (1973) sur le même sujet. Il faut mettre à part le travail de Crow (1979) sur *Sagina*, parce qu'il porte sur 15 espèces d'un même genre et qu'il confirme le bien-fondé de la section *Maxima* et appuie ainsi une conclusion taxonomique basée sur les méthodes classiques.

Brisson & Peterson (*l.c.*) font remarquer que les travaux dans lesquels l'emploi du *M.E.B.* a permis de tirer des déductions d'ordre phylogénétique sont peu nombreux. Aux exemples cités dans ce travail, nous ajouterons l'étude de Lecompte-Barbet (*l.c.*). Cet auteur s'est efforcée de trouver un sens à la variation des ornementations de la testa des graines d'*Ononis*. Elle pense qu'une testa parfaitement lisse a évolué vers des testa granuleuses, ou ridées-réticulées en étoile, ou encore plissées-ridées, mais elle reconnaît que l'hypothèse inverse (formes lisses dérivées par simplification des formes ornementées) n'est pas exclue et elle constate d'autre part (*l.c.*, p. 36) que l'évolution observée dans l'ornementation de la testa de la graine d'*Ononis* ne coïncide pas avec la classification pour ce genre.

Le choix du genre *Minuartia* s'est imposé à nous pour diverses raisons :

1) Tout d'abord, la testa des graines de *Minuartia* n'a jamais été étudiée, à notre connaissance, au *M.E.B.* Or dans ce genre « ancien » (Mattfeld, 1922), les diverses sections ou séries ont des graines dont l'aspect à la loupe binoculaire est souvent très différent, ce qui semble promettre des divergences aussi dans la structure fine de la testa.

2) La cytotaxonomie du genre *Minuartia* (dont la systématique a été fort bien faite par Mattfeld, 1922, puis par McNeill, 1962, 1963) a été abordée dans une perspective phylogénétique par l'un des auteurs (C. F., 1962*a*, 1962*b*, 1967, 1973) et, dans un travail récent (Çelebioğlu & Favarger, 1982), nous avons tenté d'utiliser les nombres chromosomiques de ce genre polybasique pour éclairer son évolution. Mais comme la dysploïdie peut être interprétée dans le sens ascendant comme dans le sens descendant, il nous a paru utile, pour éprouver la valeur de nos hypothèses, de recourir à une autre technique.

3) Les considérations précédentes expliquent que nous ayons constitué à Neuchâtel, dans la spermatothèque du laboratoire de Phanérogamie, une collection relativement

importante de graines de *Minuartia* à laquelle se sont ajoutés récemment les nombreux échantillons récoltés en Anatolie par l'un d'entre nous (T. Ç.).

Pour l'étude de la testa des graines, nous avons décidé de procéder du particulier au général, c'est-à-dire de commencer par étudier le plus de taxons possible appartenant à une seule et même section.

L'examen de deux ou trois provenances géographiques d'un même taxon et celui de plusieurs variétés d'une même espèce devaient nous éclairer sur la variabilité intraspécifique et nous permettre de mieux interpréter les différences interspécifiques et les relations de parenté entre espèces. Si cet essai se révèle fructueux et intéressant, nous avons l'intention de l'étendre aux autres sections du genre *Minuartia* pour lesquelles nous avons déjà réuni une importante documentation photographique (graines examinées en vue latérale au *M.E.B.*).

Enfin, si nous avons étudié en premier la section *Minuartia*, c'est en raison du fait que nous avions à notre disposition 28 taxons appartenant à cette section dont les nombres chromosomiques commencent à être assez bien connus (26 espèces sur 44 ont été étudiées au point de vue caryologique (cf. Çelebioğlu & Favarger, 1982).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La liste des graines étudiées figure au Tableau 1. La plus grande partie de notre matériel provient des récoltes faites *in situ* en Anatolie par l'un des auteurs (T. Ç.) durant les étés 1980 et 1981. D'autres graines ont été prélevées dans la collection du laboratoire de Phanérogamie de Neuchâtel. Elles proviennent des récoltes de l'un de nous (C. F.) ou de ses collaborateurs en Europe, Asie occidentale et Afrique du Nord ; ou bien au jardin botanique de Neuchâtel sur des plantes élevées à partir de graines de la nature. Enfin les graines de deux espèces ont été récoltées sur des échantillons de l'Herbier de Neuchâtel (NEU). Si donc la plupart de nos graines datent de 1 à 2 ans, l'âge des autres s'échelonne entre 3 et 176 ans. Nous avons indiqué pour chaque échantillon, dans le Tableau 1, l'origine géographique du matériel, l'auteur de la récolte et l'année où celle-ci a été faite [1]. Ces indications ont une certaine importance parce que Brisson & Peterson (*l.c.*) se sont demandé si le vieillissement des graines ne pouvait pas entraîner un changement de la structure fine de la testa. Ils concluent d'ailleurs par la négative en s'appuyant en particulier sur le travail de Skvortsov & Rusanovitch (1974). L'opinion de ces auteurs est confirmée par une de nos observations : des graines de *M. montana* récoltées en Anatolie en 1980 ne présentent aucune différence appréciable au *M.E.B.* avec celles de la même espèce, venant d'un échantillon récolté par Durando en 1850 (NEU) [2].

Les graines ont été triées sous la loupe binoculaire et, pour chaque échantillon, neuf des plus représentatives ont été choisies et fixées sur une rotule, réparties en trois groupes montrant respectivement la face dorsale, la face ventrale et une face latérale. Une sorte de papier adhésif à double face et de très forte adhérence, employée pour coller les tapis de planchers d'appartements, a été utilisée à cet effet. Nous avons procédé de la manière suivante : d'abord une lamelle de verre circulaire de diamètre légèrement plus petit que celui de la rotule fut fixée sur celle-ci par ce papier adhésif ; puis, chaque graine fut fixée sur la lamelle de verre par un très petit rectangle de ce papier adhésif dont les contours devaient être totalement cachés par elle de manière à donner à la graine un support parfaitement lisse sur les micrographies électroniques. Lorsque les graines étaient très petites, une sorte de papier adhésif à une face fut d'abord collée sur la rotule par sa face adhésive ;

1. Elle est précédée dans le tableau par la lettre R (— récolte).
2. La plante de Durando appartenait à une autre sous-espèce de *M. montana*.

ensuite une mince couche de colle synthétique à dessiccation rapide (type de colle employé pour matériel très divers : papier, bois, cuir, métal, etc.) fut étalée sur ce papier, puis les graines furent fixées sur cette couche de colle et la rotule fut placée dans un dessiccateur pendant 12 h pour que la colle séchât complètement. Cette méthode fixe les graines plus solidement que ne le fait la précédente, cependant la couche de colle n'a pas une surface aussi lisse que celle de la lamelle de verre. Ces deux méthodes ont été mises au point par l'un de nous (K.-L. Huynh). Les graines furent ensuite recouvertes d'une couche d'or d'env. 350 Å par la méthode de pulvérisation cathodique puis observées à l'aide d'un *M.E.B.* du type Philips PSEM 500 (tension utilisée, 12 kv). L'examen des graines sur l'écran a été fait à des grossissements de 80, 160, 320, 1250 et 2500 fois.

Tableau 1

Taxon	Origine des graines
Minuartia anatolica (Boiss.) Woron. var. *anatolica*	Turquie : Izmir : Ödemiș, Boz Dağ. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia anatolica (Boiss.) Woron. var. *anatolica*	Turquie : Denizli : Baba Dağ. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia anatolica (Boiss.) Woron. var. *arachnoidea* McNeill	Turquie : Konya : Sulutas. Legit : T.Ç. 1981
* *Minuartia anatolica* (Boiss.) Woron. var. *polymorpha* McNeill	Turquie : Konya : Takkali Dağ. Legit : T.Ç. 1981
* *Minuartia anatolica* (Boiss.) Woron. var. ?	Turquie : Konya : Dereköy. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia campestris L.	Espagne : Madrid : J. bot. NEU 64-112 R. 1964
Minuartia corymbulosa (Boiss. & Bal) McNeill var. *corymbulosa*	Turquie : Nevşehir. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia decipiens (Fenzl.) Bornm. subsp. *decipiens*	Turquie : Içel : Mersin, Kuzucabelen et Fındıkpınarı. Legit : T.Ç. 1981
* *Minuartia dichotoma* (L.) Sampaio	Espagne : Madrid : Herbier Chaillet NEU 220.868. Legit : Lagasca 1806
Minuartia erythrosepala (Boiss.) Hand.-Mazz. var. *erythrosepala*	Turquie : Izmir : Ödemiș, Boz Dağ. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia fasciculata (L.) Reichb.	Suisse : Valais : Pinède de Charrat. Legit : C.F. 1953
Minuartia funkii (Jord.) Graebn.	Espagne : Plateau entre Sierras de Segura et de Cabrilla. Legit : C.F. 1979
Minuartia funkii (Jord.) Graebn.	Maroc : Marabout de Sidi Cham Harouch, Ht. Atlas. Legit : C.F. 1976
Minuartia globulosa (Lab.) Schinz & Thell	Turquie : Denizli : Pamukkale. Legit : T.Ç. 1980
Minuartia glomerata (Bieb.) Degen subsp. *glomerata*	Turquie : Edirne : Sinanköy. Legit : T.Ç. 1980
Minuartia glomerata (Bieb.) Degen subsp. *glomerata*	URSS : Crimée. Legit : J. Bot. Yalta. J. Bot. NEU 60-7 R. 1961
Minuartia glomerata (Bieb.) Degen subsp. *glomerata* (*versus macedonica*)	Turquie : Edirne : Route de Kapıkule. Legit : T.Ç. 1980
Minuartia glomerata (Bieb.) Degen subsp. *macedonica* (Degen & Dörfler) McNeill	Grèce : Philippe. Legit : J. Contandriopoulos 1965
Minuartia hamata (Hausskn.) Mattf.	Turquie : Konya : Kızıloren. Legit : T.Ç. 1981

TABLEAU 1 (suite)

TAXON	ORIGINE DES GRAINES
Minuartia intermedia (Boiss.) Hand.-Mazz.	Turquie : Denizli : Pamukkale. Legit : T.Ç. 1980
**Minuartia isaurica* McNeill var. ?	Turquie : Konya : Sille. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia leucocephala (Boiss.) Mattf.	Turquie : Konya : Ermenek, Kızıl Dağ. Legit : T.Ç. 1981
**Minuartia leucocephaloides* (Bornm.) Bornm.	Turquie : Denizli : Baba Dağ. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia meyeri (Boiss.) Bornm.	Turquie : Konya : Ermenek, Tekeçatı. Legit : T.Ç. 1981
Minuartia meyeri (Boiss.) Bornm.	Iran : Kermanshah : Ghourie Ghalet. Legit : Ph. Küpfer 1977
Minuartia meyeri (Boiss.) Bornm.	Iran : Col de Rokh. Legit : C.F. 1977
**Minuartia montana* L. subsp. *montana*	Algérie : Province d'Oran. NEU 221.075. Legit : Durando 1850
Minuartia montana L. subsp. *wiesneri* (Stapf) McNeill	Turquie : Denizli : Pamukkale. Legit : T.Ç. 1980
**Minuartia multinervis* (Boiss.) Bornm.	Turquie : Konya : Ermenek, Yellibel. Legit : T.Ç. 1981
**Minuartia mutabilis* (Lapeyr.) Sch. & Thell.	Italie : Val Cristone. J. bot. NEU 1218. R. 1955
**Minuartia mutabilis* (Lapeyr.) Sch. & Thell.	Italie : Prale (Ligurie) J. bot. NEU 76-296. R. 1976
**Minuartia burnatii* (Rouy & Fouc.) A. & G.	France : Gréolières : Alpes-Maritimes. J. bot. NEU 72-1362. R. 1972
**Minuartia sclerantha* (Fisch. & Mey.) Thell.	Turquie : Konya : Cihanbeyli, Yavşan tuzlası. Legit : T.Ç. 1981
**Minuartia sclerantha* (Fisch. & Mey.) Thell.	Turquie : Nevşehir. Legit : T.Ç. 1981
**Minuartia sclerantha* (Fisch. & Mey.) Thell.	URSS : Turkménie : Ashkabad. J. bot. NEU 62-264. R. 1962.
Minuartia setacea (Thuill.) Hayek	Tchécoslovaquie : Kosice. J. bot. NEU 61-139 R. 1961
Minuartia sintenisii (Lindb.) Rech. f.	Chypre : Troödos. Legit : Dr Zeltner 1979
Minuartia tenuissima (Pomel) Mattf.	Maroc : Taarbat : Ht. Atlas. Legit : N. Galland J. bot. NEU 80-88. R. 1980
**Minuartia trichocalycina* (Ten. & Guss.) Grande	Italie : Sulmona (Abruzzes). Legit : C.F. 1971

L'astérisque désigne les taxons dont les micrographies n'ont pas été publiées dans ce travail.

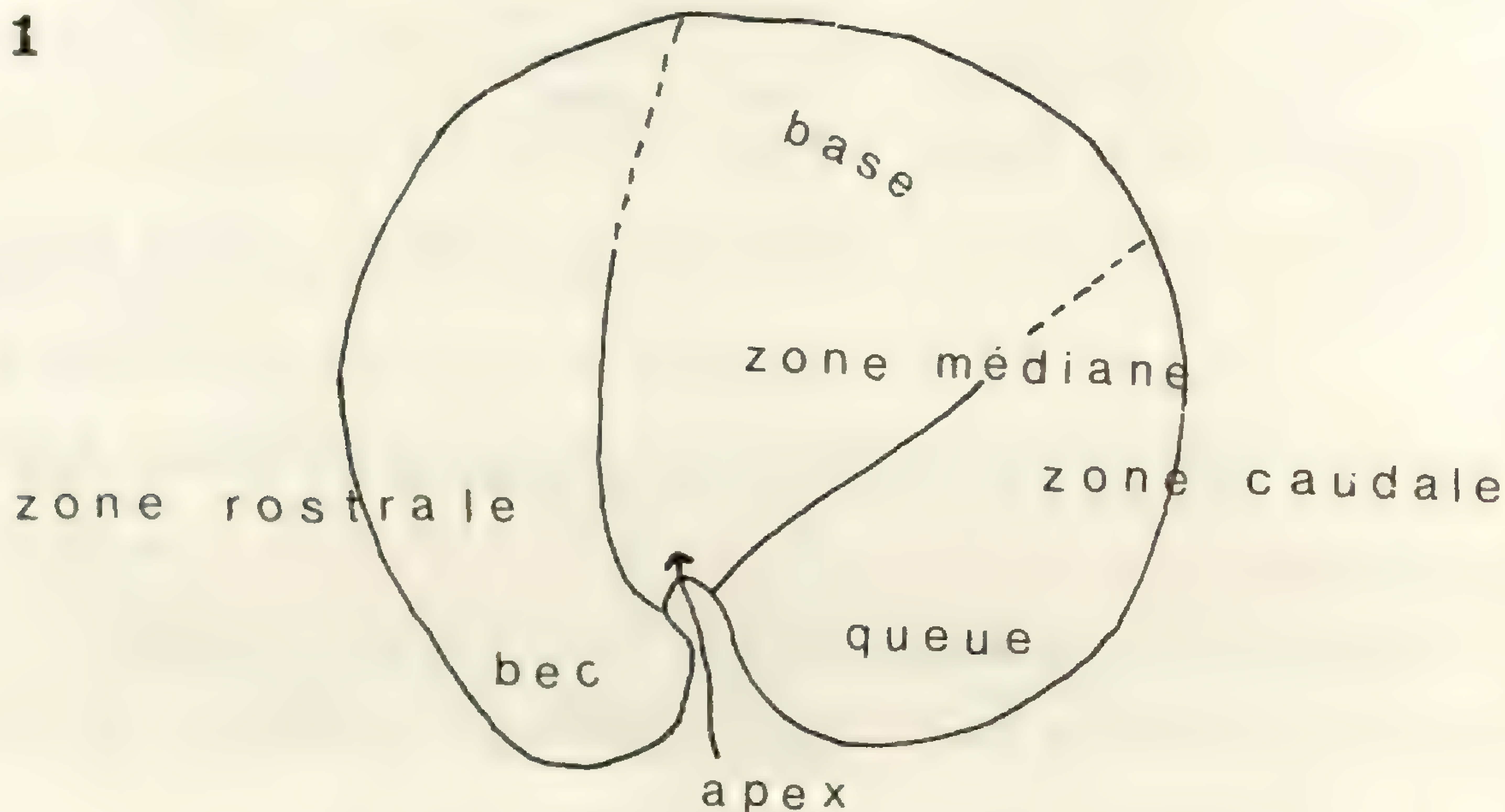
DESCRIPTION

Les faibles variations intraspécifiques [1] observées, confrontées avec les différences interspécifiques nous ont amenés à retenir un certain nombre de critères auxquels nous attribuons une importance diagnostique. Pour faciliter au lecteur la compréhension des

1. Dans certains cas, plusieurs spécimens d'un même taxon, provenant de localités différentes, ont été examinés ; dans d'autres cas, plusieurs variétés d'une même espèce ont été comparées entre elles.

termes que nous emploierons, nous donnons ci-après une brève description des graines de *Minuartia*.

Les graines de *Minuartia* en vue latérale (Pl. 1 ; 3, *9*) ont un contour plus ou moins réniforme. L'emplacement du hile est marqué sur la face ventrale par un enfoncement qui sépare deux saillies, celle du « bec », qui contient l'extrémité de la radicule, et celle de la « queue » où se trouvent les cotylédons. La « zone médiane », dont les limites sont parfois quelque peu imprécises, est caractérisée par un triangle de cellules très allongées radialement et convergeant vers le hile. La pointe de ce triangle (= apex de la zone médiane) coïncide avec la zone de petites cellules bordant le hile, tandis que sa base atteint la face dorsale, ou bien en est séparée par quelques rangées de cellules plus ou moins isodiamétriques. De part et d'autre de la zone médiane, se trouvent la zone rostrale et la zone caudale. Il faut noter toutefois que cette différenciation en trois zones n'existe pas dans toutes les espèces.

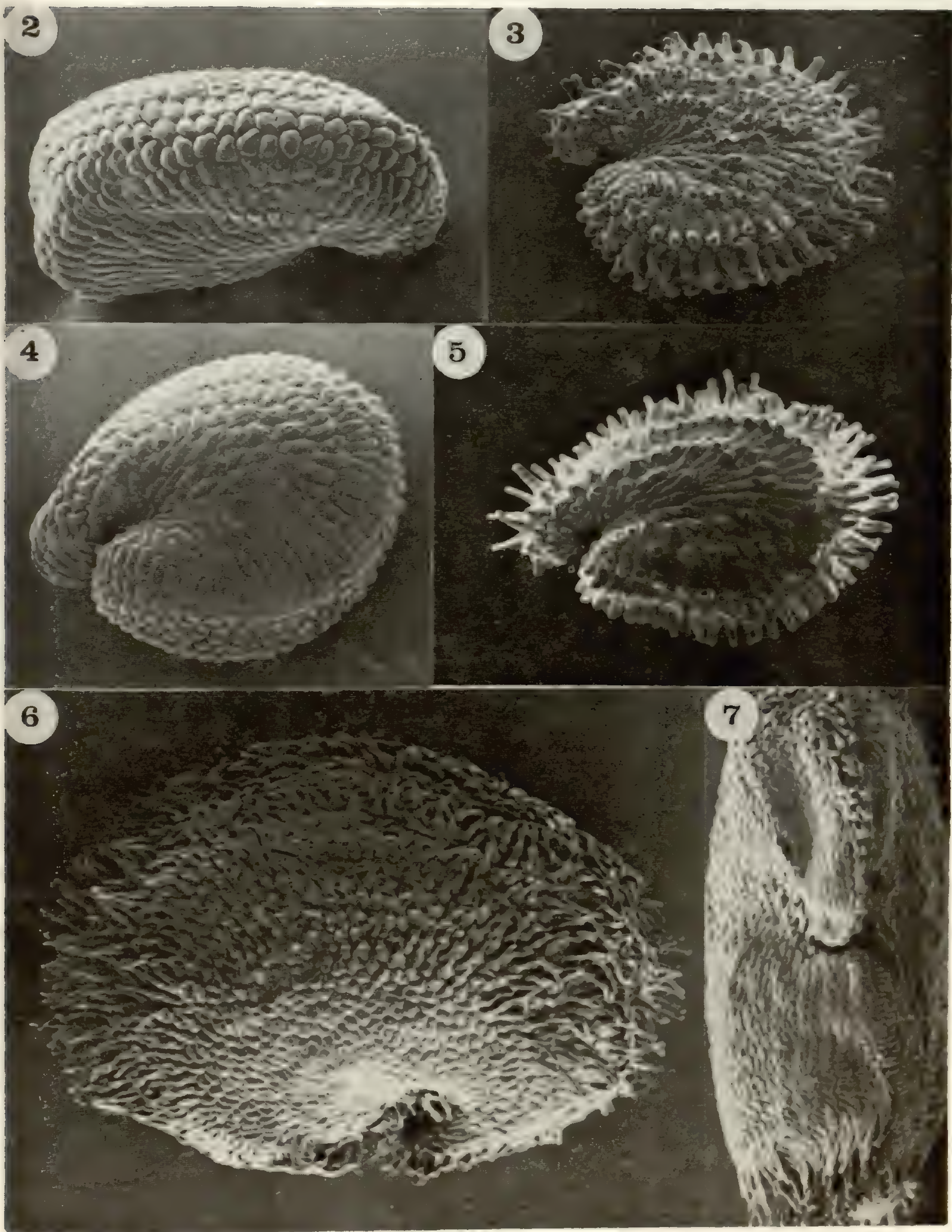


Pl. 1. — **1**, graine de **Minuartia** en vue latérale (cas général ; voir fig. 9).

Comme chez d'autres Caryophyllacées, par ex. *Sagina* (cf. Crow, 1979) et *Cerastium* (Huynh, non publié), les cellules superficielles de la testa sont engrenées en puzzle. Cependant, cet aspect n'est visible chez *Minuartia* qu'aux forts grossissements (au *M.E.B.*) et en profondeur (Pl. 8, *37*) parce que la face tangentielle externe est en général bombée (Pl. 7, *32*) ce qui donne à la testa un aspect pavimenteux quand on l'examine à des grossissements faibles.

La saillie des cellules épidermiques est parfois faible (Ex. : *M. sintenisii*, *M. corymbulosa* (Pl. 7, *32*) ou bien se présente sous la forme d'une papille de dimension modeste (Ex. : *M. montana* (Pl. 6, *30*), mais dans la plupart des espèces de la sect. *Minuartia*, elle se traduit par la présence d'une papille dont la longueur dépasse de plusieurs fois la profondeur de la cellule qui la porte (Pl. 7, *35*). Ces papilles sont particulièrement développées dans la région dorsale.

Il règne malheureusement un certain flottement dans le choix des termes descriptifs



Pl. 2. — Graines de **Minuartia** (M.E.B. ; × 80) ; **2**, **M. corymbulosa** var. **corymbulosa** (face dorsale) ; **3**, **M. fasciculata** (face latérale) ; **4**, **M. funkii** (Maroc ; face latérale) ; **5**, **M. funkii** (Espagne ; face latérale) ; **6**, **7**, **M. leucocephala** (faces latérale et ventrale, région du hile).

appliqués aux prolongements cellulaires de la testa des graines (surtout s'il s'agit de travaux au *M.E.B.*) et cela malgré la mise au point de Murley (1951) reproduite dans l'excellent ouvrage de Stearn (1973). Nous avons choisi le terme de papilles parce qu'il nous paraît le plus approprié pour désigner les prolongements des cellules épidermiques de la testa (cf. McNeill 1962, p. 92). Pour des formations tout à fait semblables de la graine chez d'autres Caryophyllacées, Godeau (1973*a* & *b*) et Crow (1979) ont utilisé le terme de « tubercules » qui nous paraît moins heureux.

D'autre part, la face tangentielle externe des cellules épidermiques présente une ornementation caractéristique, formée de stries ou de granules.

Les critères micromorphologiques que nous avons retenus sont les suivants :

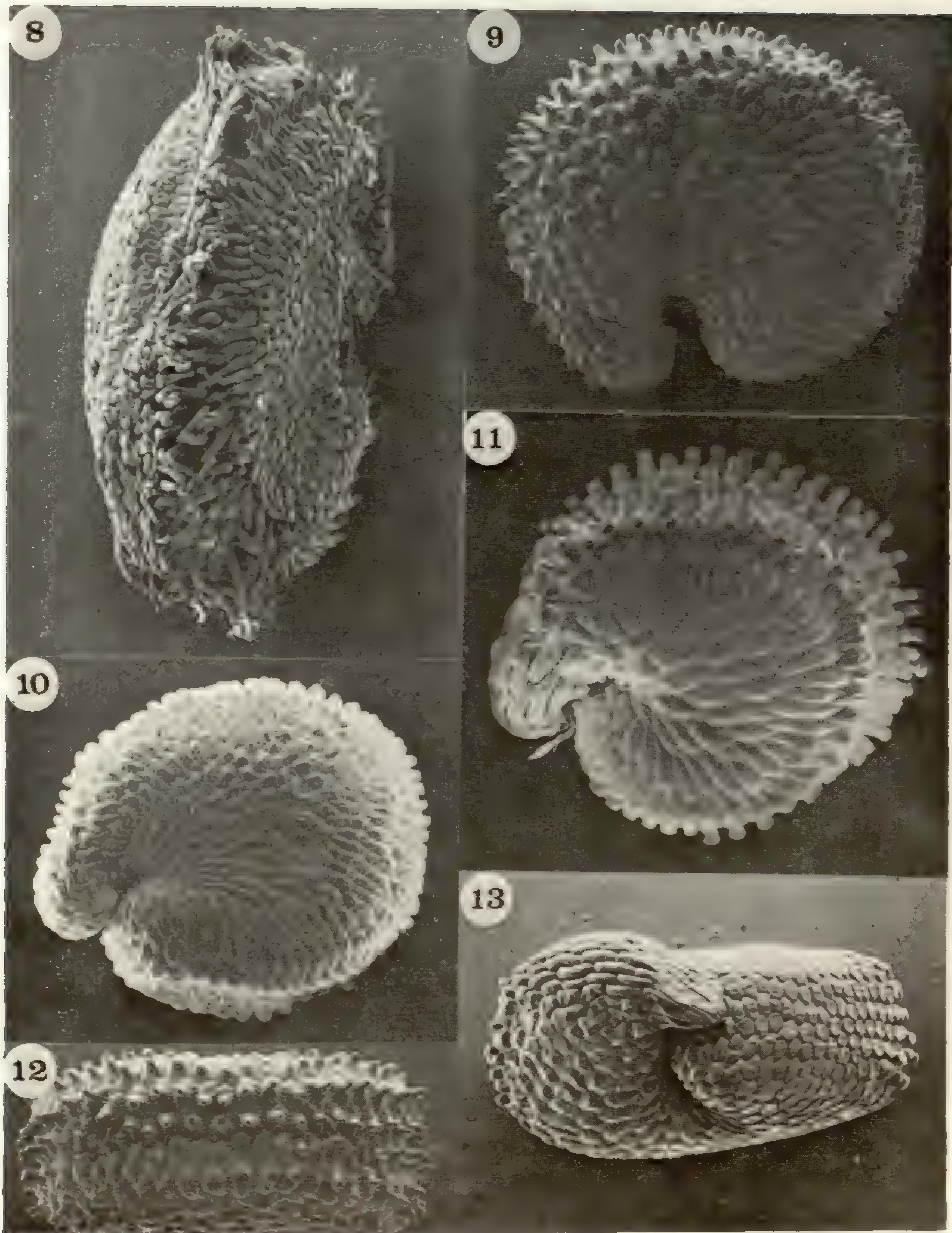
1. Ornementation de la paroi tangentielle externe des cellules de la zone médiane.
2. Forme et ornementation des papilles.
3. Différenciation des cellules de la zone médiane et accessoirement de celles du bec et de la queue.
4. Disposition relative du bec et de la queue.

1. **Ornementation des cellules de la zone médiane.**

Un premier type d'ornementation que nous appellerons le *type sclerantha,* se rencontre chez *M. sclerantha*, *M. hamata*, *M. dichotoma* et *M. leucocephala*. Il consiste en une *striation caractéristique et irrégulière*, avec variations striato-réticulées (Pl. 5, *22*, *23*, *25*). Chez *M. decipiens* subsp. *decipiens* (Pl. 5, *20*), la striation est moins nette, mais l'appartenance de cette espèce au *type sclerantha* est des plus probable. Dans un second type (le *type globulosa*), la paroi tangentielle externe des cellules épidermiques montre de nombreux granules à contour franc et pressés les uns contre les autres. Ce type est représenté chez *M. globulosa*, *M. montana* et *M. intermedia* (Pl. 5, *21* ; 6, *31*). Dans le troisième type, qui est le plus largement répandu dans la section, l'ornementation comporte de gros granules (ou pustules) à contour plus ou moins polygonal ou étoilé qui, tantôt sont bien séparés, tantôt s'anastomosent en arabesques d'aspect laiteux (Pl. 5, *19*). C'est le *type fasciculata* auquel se rattachent les espèces suivantes : *M. anatolica*, *M. erythrosepala*, *M. fasciculata*, *M. funkii*, *M. glomerata*, *M. leucocephaloides*, *M. meyeri*, *M. multinervis*, *M. mutabilis*, *M. setacea*, *M. tenuissima*, *M. trichocalycina*, de même que *M. campestris*, *M. corymbulosa*, *M. isaurica* et *M. sintenisii*. Cependant, chez ces quatre dernières espèces, les granules semblent aplatis et dessinent plutôt des lamelles qui se chevauchent (Pl. 5, *24*). Nous ne pensons pas que cette variante soit vraiment différente du type 3, car on peut parfois observer sur la même cellule des pustules et des lamelles avec des intermédiaires entre les deux ornementations. D'autre part, la structure plus ou moins lamellaire est toujours bien distincte de la striation du premier type.

2. **Les papilles épidermiques.**

Dans les taxons suivants, les cellules épidermiques, bien que leur face tangentielle externe soit bombée, ne forment pas de papilles proprement dites : *M. dichotoma*, *M. corym-*



Pl. 3. — Graines de **Minuartia** (M.E.B. ; × 80) ; **8, M. leucocephala** (face dorsale) ; **9, 12, M. setacea** (face latérale et face dorsale) ; **10, M. tenuissima** (face latérale) ; **11, M. globulosa** (face latérale) ; **13, M. intermedia** (face ventrale).

bulosa, *M. isaurica*, *M. sintenisii*, *M. leucocephaloides*, *M. anatolica* var. *polymorpha* et *M. anatolica* var. *X*. La région dorsale ne montre alors qu'une succession de « dos d'éléphants » qui se chevauchent (Pl. 2, *2*). Dans tous les autres taxons, les émergences des cellules épidermiques forment soit une papille assez courte, comme chez *M. campestris*, *M. funkii* (Maroc) et *M. montana*, ou bien très longue. La répartition des papilles n'est pas quelconque sur la région dorsale.

Trois cas peuvent être envisagés :

a) les papilles les plus longues occupent le centre de cette région et il y a un gradient décroissant de longueur vers les extrémités où elles viennent mourir à une distance du hile qui varie un peu d'une espèce à l'autre (Pl. 3, *11*). Ce cas se présente chez *M. montana*, *M. globulosa*, *M. intermedia* et *M. campestris* ;

b) les papilles les plus longues semblent occuper les extrémités du grand axe de la région dorsale et paraissent manquer au centre (Pl. 4, *14*). Il s'agit toutefois d'une illusion due au fait que les papilles du centre sont couchées parallèlement à la face tangentielle des cellules épidermiques (Pl. 7, *36*). Ainsi se comportent *M. sclerantha*, *M. hamata*, *M. leucocephala* et *M. decipiens* subsp. *decipiens* ;

c) enfin, les papilles gardent à peu près la même longueur d'un bout à l'autre de la région dorsale (Pl. 2, *3*). Dans ces espèces, elles envahissent aussi plus ou moins la zone médiane ; c'est à cela que tient l'aspect « hérissé » des graines en vue latérale. Les taxons suivants appartiennent à ce troisième groupe : *M. anatolica* var. *anatolica*, *M. erythrosepala* var. *erythrosepala*, *M. fasciculata*, *M. funkii* (matériel d'Espagne), *M. globulosa*, *M. trichocalycina*, *M. mutabilis*, *M. setacea*, *M. tenuissima*, *M. burnatii*, *M. meyeri*, *M. multinervis*.

D'après leur forme et leur ornementation, les papilles peuvent être classées en 5 types différents :

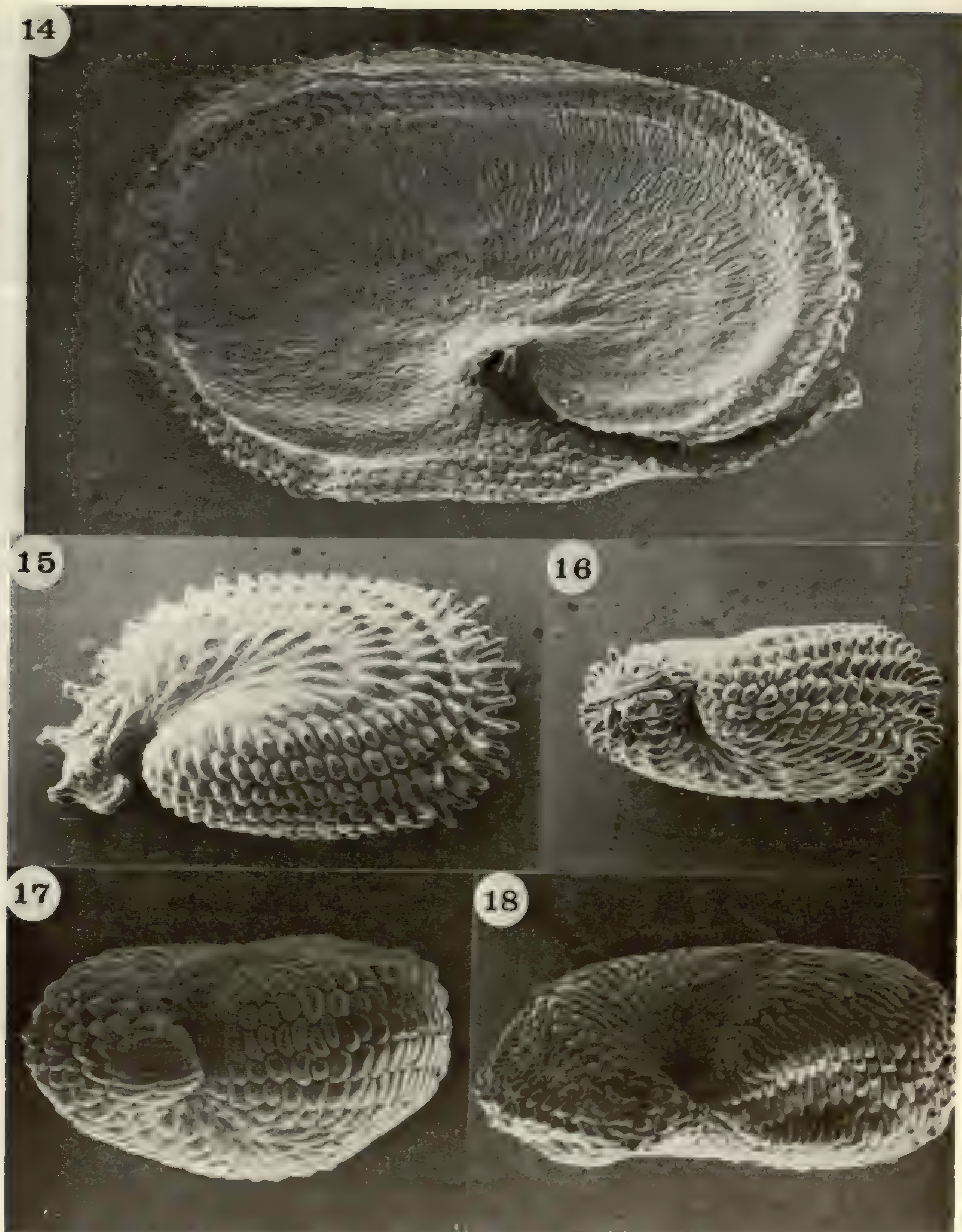
1) *Type fasciculata*

Papilles à partie inférieure ornée de gros granules stellaires avec variations granuloso-réticulées et à partie supérieure pourvue de fins granules disposés en lignes verticales (Pl. 6, *27*). — Représentants : *M. anatolica* var. *anatolica*, *M. campestris* (papilles courtes !), *M. erythrosepala* var. *erythrosepala*, *M. fasciculata*, *M. funkii* (Espagne), *M. glomerata*, *M. meyeri*, *M. multinervis*, *M. mutabilis*, *M. setacea*, *M. tenuissima*, *M. trichocalycina*.

Lorsque les papilles sont du *type fasciculata*, les cellules épidermiques appartiennent toujours au *type fasciculata*, tel qu'il a été défini plus haut. Sur une vue oblique de la zone dorsale, les bases des tubercules avec leurs granules plus ou moins coalescents offrent un aspect caractéristique de « neige fondante ».

2) *Type intermedia*

Papilles cucurbituliformes, ornées de granules minuscules à contours francs sans radiations stellaires et disposés en lignes verticales (Pl. 6, *30*, *31*). Ce type pourrait être considéré comme une variante du *type fasciculata* : les papilles correspondant ici à la seule partie distale de celles du type précédent. Cependant, il semble y avoir un rapport plus direct entre les papilles de *type intermedia* et l'ornementation du *type globulosa* des cellules épidermiques. — Représentants : *M. intermedia* et *M. montana*.



Pl. 4. — Graines de **Minuartia** (M.E.B. ; × 80) : **14, M. hamata** (face latérale) ; **15, 16, M. glomerata** subsp. **glomerata** (face latérale et face ventrale) ; **17, M. meyeri** (face ventrale) ; **18, M. erythrosepala** var. **erythrosepala** (face ventrale).

3) *Type sclerantha*

Papilles longues flagelliformes, parfois comprimées latéralement (cas du *M. hamata* (Pl. 7, *34*), striées de bas en haut avec variations striato-réticulées (Pl. 7, *35*, *36*). Lorsqu'elles sont couchées (cf. ci-dessus), elles peuvent être encastrées dans les interstices des cellules épidermiques (Pl. 7, *36*). — Représentants : *M. hamata*, *M. sclerantha*, *M. leucocephala*.

4) *Type globulosa*

Papilles paxilliformes (= en forme de pieu), à surface striée (avec variations striato-réticulées), surmontées de petits granules épars laissant visibles la plupart des striations (Pl. 6, *28*). — Représentant : *M. globulosa*.

5) *Type decipiens*

Papilles de longueur moyenne, claviformes, à surface striée avec variations striato-réticulées (Pl. 7, *33*). C'est une variante du type *sclerantha* dans laquelle les émergences ne diffèrent du type 3 que par leur rigidité apparemment plus grande et leur extrémité distale renflée. — Représentant : *M. decipiens* subsp. *decipiens*.

3. Différenciation des cellules des diverses régions de la graine et spécialement de la zone médiane.

Dans la plupart des espèces de la section *Minuartia*, examinées en vue latérale, la zone médiane se distingue à ses files de cellules allongées et convergeant vers le hile (vide supra). Ex. : *M. setacea*, *M. anatolica* var. *anatolica* (Pl. 3, *9*). En revanche, chez *M. leucocephala*, cette différenciation fait totalement défaut ; toutes les cellules épidermiques de la graine étant chez cette espèce très petites et plus ou moins isodiamétriques (Pl. 2, *6*). Il s'ensuit aussi que les papilles sont très minces et pour la plupart enchevêtrées les unes avec les autres (Pl. 3, *8*). Ce type de face latérale est propre à *M. leucocephala*.

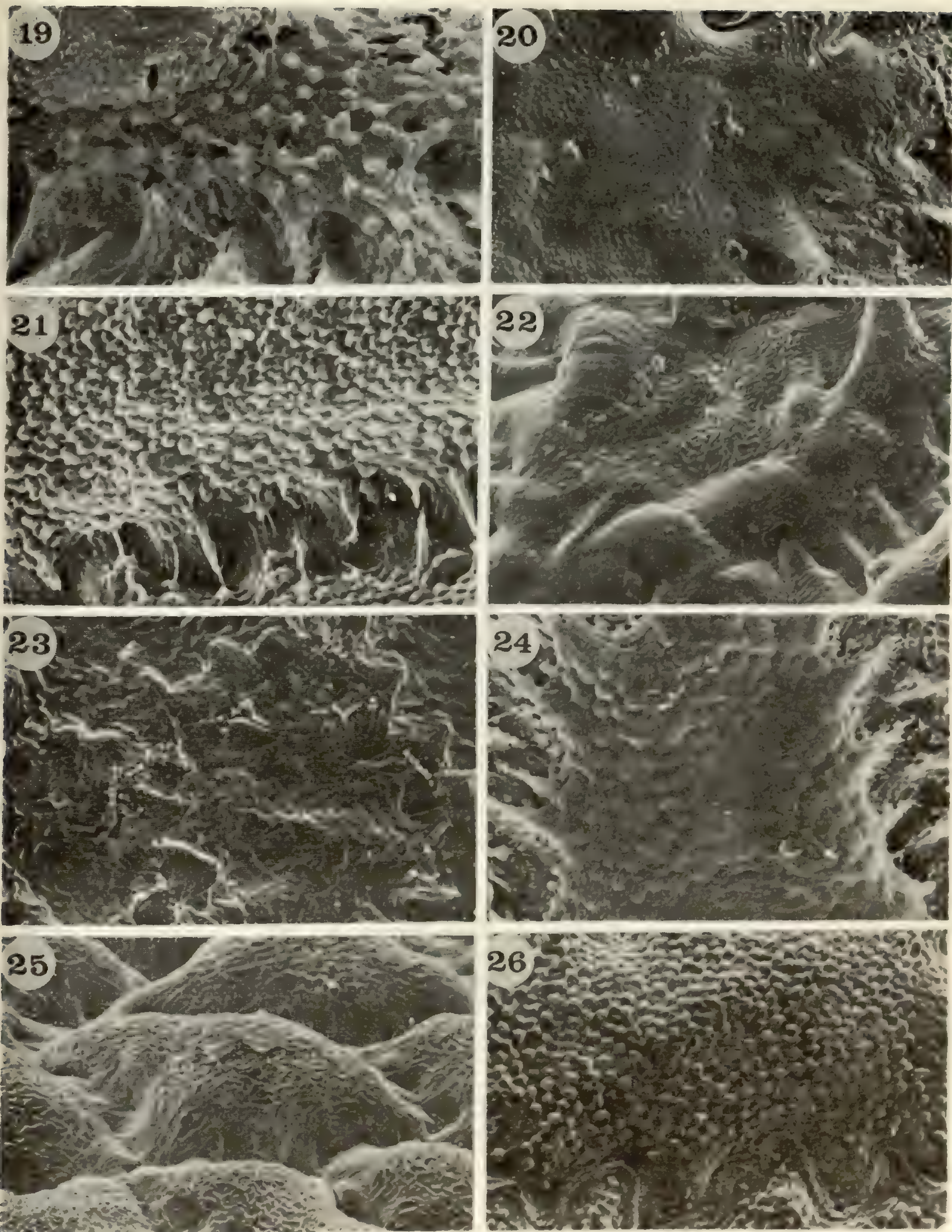
Il faut noter toutefois que chez *M. hamata* et *M. sclerantha*, dans lesquels les limites des cellules sont peu distinctes, ainsi que chez *M. decipiens* subsp. *decipiens* et *M. dichotoma*, où elles sont nettes, mais où les cellules montrent de faibles différences de longueur d'une région à l'autre de la testa, on éprouve des difficultés à circonscrire la zone médiane.

4. Disposition relative du « bec » et de la « queue ».

Plusieurs cas peuvent être distingués, encore que la délimitation précise des types soit délicate.

1) Le bec et la queue peuvent être accolés de sorte que le hile ne communique plus avec l'extérieur que par un goulet étroit (Pl. 3, *10* ; 4, *14*). Ex. : *M. meyeri*, *M. multinervis*, *M. isaurica*, *M. globulosa*, *M. montana*, *M. campestris*, *M. corymbulosa*, *M. decipiens* subsp. *decipiens*, *M. dichotoma*, *M. sclerantha* et *M. hamata*. Chez cette dernière espèce, le bec est très long et dépasse le hile de près de la demi-longueur de la graine, ce qui est tout à fait remarquable [1]. Chez *M. leucocephala*, le bec n'est pas accolé à la queue, mais les longs

1. A noter que *M. hamata* a les graines les plus grandes de la section (1,3-1,5 × 0,8-0,9 mm). Celles-ci sont aussi peu réniformes.



Pl. 5. — Cellules épidermiques de faces latérales de graines de **Minuartia** (M.E.B. ; × 1600) : **19**, **M. fasciculata** ; **20**, **M. decipiens** subsp. **decipiens** ; **21**, **M. globulosa** ; **22**, **M. hamata** ; **23**, **M. sclerantha** ; **24**, **M. sintenisii** ; **25**, **M. leucocephala** ; **26**, **M. montana**.

tubercules flexueux obturent en partie l'orifice du hile. Chez *M. sintenisii* et *M. intermedia*, le plan de symétrie du bec et celui de la queue ne coïncident pas (Pl. 3, *13*).

2) Le bec et la queue ne sont pas accolés et laissent entre eux une fente en forme de V (Pl. 2, *3* ; 4, *15*). Ex. : *M. fasciculata*, *M. mutabilis*, *M. burnatii*, *M. trichocalycina*, *M. funkii* (Espagne), *M. glomerata* subsp. *glomerata* (remarquer l'aspect d'hippocampe de cette graine vue de profil !).

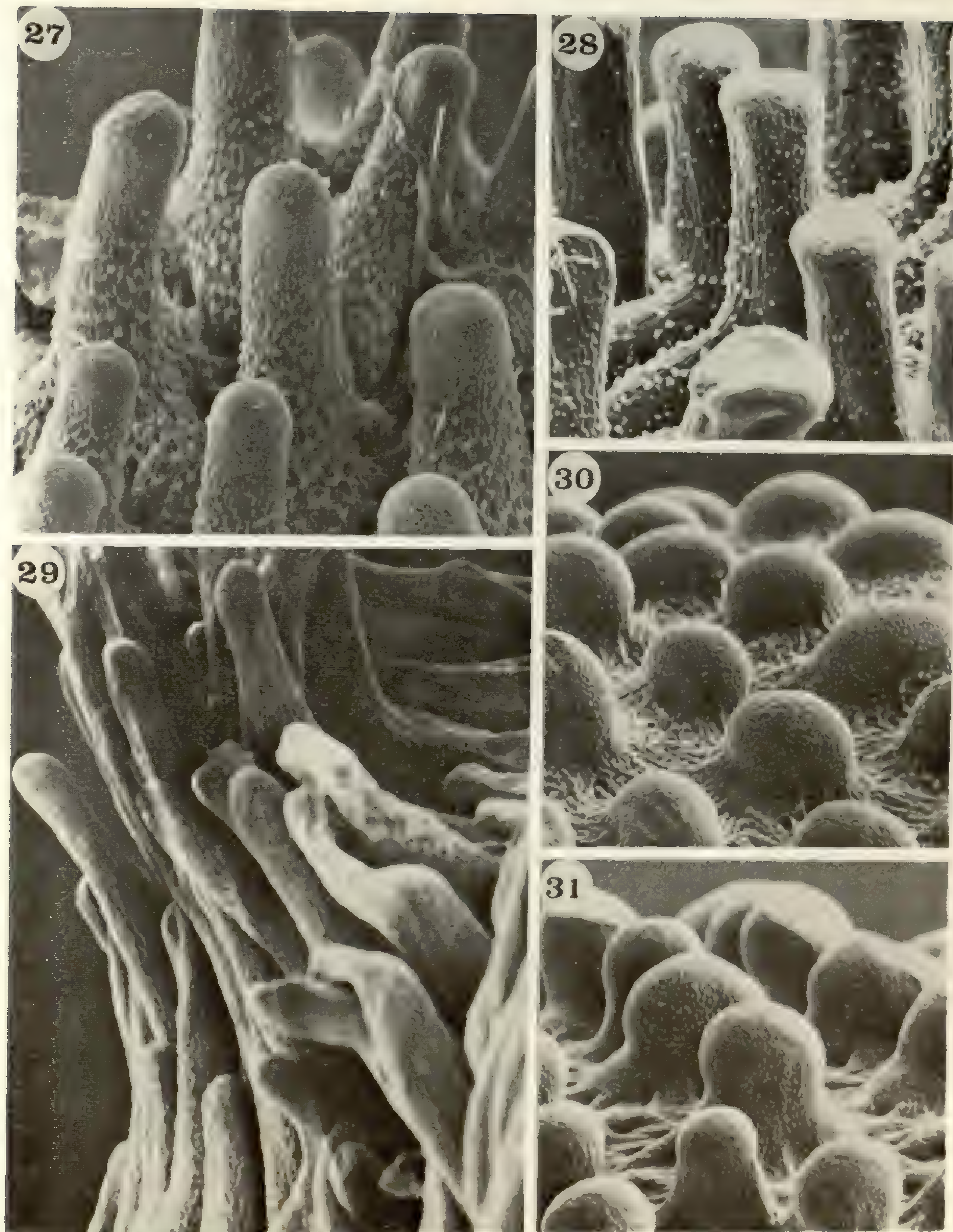
3) Le bec et la queue ne sont pas accolés et laissent entre eux un espace en forme d'U (Pl. 3, *9*). Ex. : *M. glomerata* subsp. *macedonica* et « *versus* subsp. *macedonica* », *M. anatolica* var. diverses, *M. setacea*, *M. leucocephaloides* et probablement *M. erythrosepala* (?).

Il est curieux d'observer que le *M. tenuissima*, qui remplace en Afrique du Nord le *M. mutabilis*, ait des graines du premier type et qu'il en soit de même du *M. funkii*, en provenance du Maroc, contrairement au *M. funkii* d'Espagne (Pl. 2, *5*) de sorte qu'on pourrait s'interroger sur la constance de ces types.

DISCUSSION

1. De tout ce qui précède et aussi d'un grand nombre de mesures [1] que nous avons effectuées et que nous ne pouvons publier ici, il semble résulter que chaque espèce de la section *Minuartia* peut être distinguée des autres par la micromorphologie de la testa de ses graines. Cela n'est d'ailleurs pas étonnant, car on sait que le *M.E.B.* permet dans la plupart des cas de séparer deux espèces voisines et même des taxons dont la validité comme espèces est discutée (Ex. : les divers taxons de *Stellaria media* (Godeau, 1973*b*) ou d'*Arenaria serpyllifolia* (Godeau, 1973*a*) pour ne parler que des Caryophyllacées). Dans notre matériel, nous pensons qu'on peut aller jusqu'à différencier des taxons infra-spécifiques, par ex. les trois variétés *polymorpha*, *arachnoidea* et *anatolica* du *M. anatolica* se distinguent aisément l'une de l'autre par la présence de papilles nettes dans le troisième taxon, de parois simplement bombées dans le premier et d'ébauches de papilles dans le deuxième. De plus, les deux derniers taxons offrent une indentation des cellules de la région médiane nettement différente (Pl. 8, *37*, *39*). De même, les subsp. *glomerata* et *macedonica* de *M. glomerata* se différencient sans difficulté au *M.E.B.* tant par la forme des tubercules (digitiformes chez le premier, coniques chez le deuxième) que par l'agencement des cellules de la zone médiane (Pl. 8, *38*, *41*). A cet égard, le taxon récolté par l'un de nous, à Edirne, et étiqueté « *versus macedonica* », a des caractères intermédiaires (Pl. 8, *40*). Il convient toutefois de ne pas attribuer dans les comparaisons une importance exagérée à la longueur maximale des papilles de la testa, car celle-ci pourrait avoir pour cause des influences écologiques, ou bien dépendre d'un génotype particulier à l'intérieur d'une espèce. Nous en donnerons pour preuve le cas du *M. funkii*. Dans ses populations marocaines, cette espèce a des graines apparemment lisses. Au *M.E.B.*, on n'observe dans la région

1. Il s'agit en particulier de la dimension moyenne des papilles ou tubercules, de celles des cellules de la zone médiane, des cellules du « bec » comparées à celles de la « queue », du nombre de rangées cellulaires de la queue, etc. (Pl. 2, *7* ; 4, *17*, *18*).



Pl. 6. — Papilles dorsales de graines de **Minuartia** (M.E.B. ; × 800) : **27, M. fasciculata** ; **28, M. globulosa** ; **29, M. leucocephala** ; **30. M. montana** ; **31, M. intermedia.**

dorsale que des courtes papilles hémisphériques. Or, il y a trois ans, l'un des auteurs (C. F.) a récolté à la Sierra de Cazorla (Espagne) des plantes de *M. funkii* dont les graines étaient échinulées, comme elles le sont en général dans l'espèce voisine : *M. fasciculata.* Les Fig. 3-5 (Pl. 2) montrent qu'au *M.E.B.* cette dernière population se distingue assez difficilement de *M. fasciculata*, et diffère à première vue beaucoup du *M. funkii* marocain.

Bien qu'il soit utile, d'un point de vue pratique, de pouvoir, grâce au *M.E.B.*, distinguer les unes des autres les espèces et parfois même des sous-espèces ou variétés de *Minuartia*, ce n'était pas là le but de notre travail qui consistait avant tout en une recherche des affinités entre taxons de la section *Minuartia.* Sous ce rapport, le *M.E.B.* nous a permis d'obtenir une série d'informations très intéressantes.

2. Malgré une assez grande diversité dans les infrastructures (trois types de cellules épidermiques, cinq types de papilles), il y a tout de même une certaine unité dans la section. Celle-ci ressortira mieux, probablement, lorsque nous pourrons étendre la comparaison à d'autres sections. Nous en donnerons les preuves suivantes : a) toutes les espèces de la section que nous avons examinées ont des parois tangentielles de la testa bombées vers l'extérieur et presque toujours développées en papille plus ou moins longue ; b) les types de papilles que nous avons nommés *type fasciculata* et *type sclerantha* apparaissent au premier abord très tranchés, mais nous avons fait observer que dans le premier, on observe à la partie supérieure (ou distale) des papilles, de fins granules *disposés en lignes verticales.* Or ces lignes verticales correspondent probablement aux stries qui caractérisent le *type sclerantha.*

3. Le *M.E.B.* confirme l'isolement relatif de la série monotypique *Leucocephalæ.* En effet, la graine du *M. leucocephala* a des caractères tout à fait particuliers : absence de différenciation d'une zone médiane et petitesse des cellules épidermiques, entre autres. Ses affinités à l'intérieur de la section vont du côté de la ser. *Minuartia* (cellules épidermiques du *type sclerantha*, papilles du *type sclerantha,* papilles couchées au centre de la région dorsale, etc.). Mattfeld (1922) pensait que *M. leucocephala* représentait une espèce orophile et vivace, issue des *Montanæ.* Nos observations nous conduisent à une hypothèse différente. Comme les *M. hamata, M. sclerantha* et *M. hispanica* sont trop spécialisés pour avoir produit le *M. leucocephala*, nous pensons au contraire que *M. leucocephala* représente la souche vivace d'où est issue la série *Minuartia.* Le nombre chromosomique n = 15, commun aux deux séries (*Leucocephalæ* et *Minuartia*), n'infirme pas cette manière de voir. *C'est pourquoi nous proposons de transférer la ser. Leucocephalæ de la subsect. Xeralsine où l'a placée McNeil (1962) dans la subsect. Minuartia.*

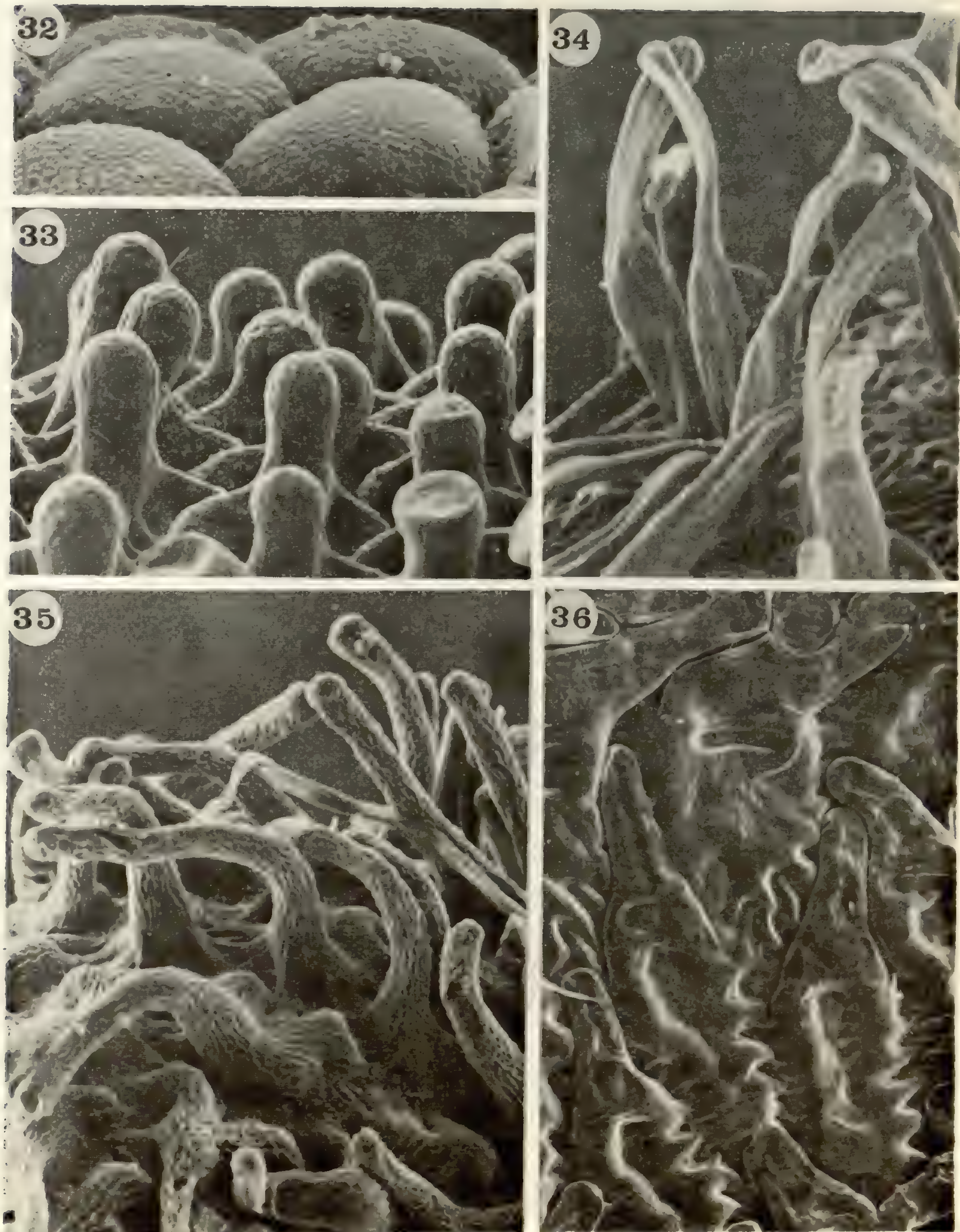
La définition des 2 sous-sections se trouve amendée de la manière suivante :

Subsect. **Minuartia** (description inspirée de la clé de Mattfeld, 1922, p. 53, 54)

Sepala trinervia (exteriora interdum quinquenervia), concoloria, viridia aut ± anguste albomarginata. Plantæ annuæ rarius perennes.

Subsect. **Xeralsine**

Sepala uninervia vel subuninervia, margine late scarioso-albo-coriacea stria media viridi, nervo albo bipartita, picta, rarius etiam nervis 2 lateralibus tenuissimis, subinconspicuis percursa. Plantæ annuæ, aut biennes aut perennes.



Pl. 7. — Papilles dorsales de graines de **Minuartia** (M.E.B. ; × 800) : **32**, M. **corymbulosa** var. **corymbulosa** ; **33**, **M. decipiens** subsp. **decipiens** ; **34**, **36**, **M. hamata** ; **35**, **M. sclerantha**.

Le système de McNeill (Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 24 (2) : 148-149, 1962) est donc modifié comme suit :

Minuartia sect. *Minuartia*

Subsect. *Minuartia* sensu Çelebioğlu, Favarger & Huynh

Ser. *Minuartia*
Ser. *Montanæ* Mattf.
Ser. *Leucocephalæ* Mattf.

Subsect. *Xeralsine* (Fourr.) McNeill sensu Çelebioğlu, Favarger & Huynh

Ser. *Xeralsine*
Ser. *Setaceæ* Mattf.
Ser. *Campestres* Mattf.

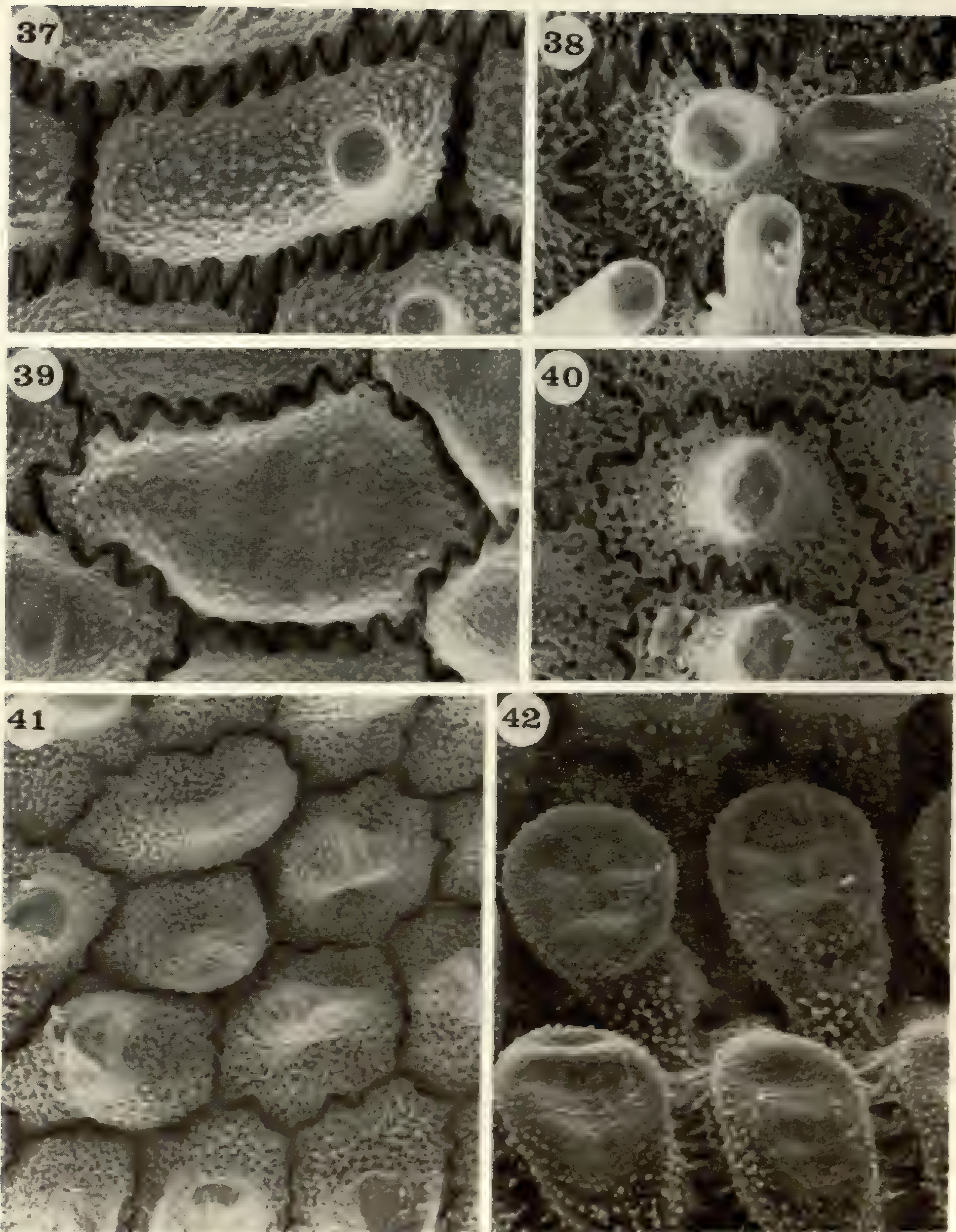
4. Le transfert de la ser. *Leucocephalæ* une fois opéré, on s'aperçoit que la subsect. *Xeralsine* (sensu Çelebioğlu, Favarger & Huynh) devient beaucoup plus homogène en ce qui concerne les infrastructures. En effet, on n'y rencontre plus que le *type fasciculata* pour l'ornementation des cellules épidermiques et le *type fasciculata* pour les émergences épidermiques.

En revanche, la subsect. *Minuartia*, tel que nous la concevons, offre une très grande variabilité d'infrastructures du tégument séminal, les trois types d'ornementation des cellules et les cinq types de papilles y étant représentés. Or, cette opposition correspond probablement à une différence d'ancienneté. Pour Mattfeld (1922), les « greges » *Montanæ*, *Hispanicæ*, *Leucocephalæ* et *Campestres* [1] représentent un *groupe conservateur*, alors que les « greges » *Fasciculatæ* et *Setaceæ* ont un caractère *progressif* accentué. Or c'est dans les groupes primitifs que l'on rencontre en général une grande polyvalence des structures, alors que les groupes « avancés » offrent une organisation beaucoup plus figée. Nos observations au *M.E.B.* donnent raison à Mattfeld (*l.c.*, p. 108). A partir d'ancêtres communs à n = 15 que nous verrions volontiers parmi les *Plurinerviæ* (Çelebioğlu & Favarger, 1982), il se serait formé, à des moments différents, deux lignées divergentes, l'une ancienne qui aurait gardé un certain nombre de caractères primitifs et groupant les séries *Montanæ* et *Leucocephalæ*, l'autre plus récente et figée dans ses structures et comprenant les séries *Setaceæ* et *Xeralsine*. Quant à la série *Minuartia*, elle allie certains caractères d'ancienneté (telle la distribution géographique) à des caractères très spécialisés (tendance à la formation d'une seule graine, diaspores formées par toute l'inflorescence fructifère, etc.).

5. Enfin, nous nous sommes demandé dans quelle mesure l'infrastructure de la testa apporterait des arguments en faveur de l'idée défendue par deux des auteurs (Çelebioğlu & Favarger, 1982), à savoir que dans la sect. *Minuartia*, les espèces à n= 14 ou n = 13 dériveraient par dysploïdie d'espèces à n = 15.

Dans la ser. *Montanæ*, les *M. globulosa* (n = 15), *M. montana* (n = 14) et *M. intermedia* (n = 13) appartiennent à un même type d'ornementation des cellules de la zone médiane et semblent apparentés. En revanche, si les deux derniers taxons ont le même

1. La position systématique de la ser. *Campestres* (une seule espèce : *M. campestris*) devra être réexaminée. Sur la base des critères actuels, nous ne pouvons dire s'il convient ou non de transférer ce taxon dans la subsect. *Minuartia*.



Pl. 8. — Cellules épidermiques de faces dorsales de graines de **Minuartia** (M.E.B. : × 800) : **37**, **M. anatolica var. anatolica**; **38**, **M. glomerata** subsp. **glomerata** ; **39**, **M. anatolica** var. **arachnoidea** ; **40**, **M. glomerata** subsp. **glomerata** « *versus macedonica* » ; **41**, **M. glomerata** subsp. **macedonica** ; **42**, **M. globulosa**.

type de papilles, le *M. globulosa* a des papilles nettement différentes. Si donc le *M.E.B.* appuie l'existence de liens génétiques entre *M. montana* et *M. intermedia*, l'ancêtre à n = 15 n'est pas *M. globulosa* !

Quant au *M. decipiens* subsp. *decipiens*, malgré sa ressemblance morphologique générale avec *M. intermedia*, il s'en distingue à la fois par l'ornementation des cellules épidermiques et par le type de ses papilles. Ses affinités — en ce qui concerne la testa des graines — sont à rechercher du côté de la série *Minuartia*. A propos du *M. intermedia*, McNeill (1963) avait supposé que ce taxon pouvait être un amphidiploïde entre *M. montana* et *M. decipiens*. Cette hypothèse est infirmée tant par les comptages de chromosomes (Çelebioğlu & Favarger, 1982) que par nos observations au *M.E.B.*

Une étude détaillée utilisant d'autres techniques (chimiotaxonomiques par exemple) sera nécessaire pour éclaircir les relations entre ces quatre espèces.

La série *Setaceæ* comprend des taxons assez nombreux à n = 15, dont *M. setacea*, et deux espèces : *M. mutabilis* et *M. tenuissima* à n = 14. Bien qu'entre ces trois espèces, le *M.E.B.* mette en évidence quelques différences (par ex. les cellules du bec en forme d'Y chez *M. setacea*, les papilles courtes chez *M. tenuissima* et longues chez *M. mutabilis*), il n'est pas possible de savoir dans quel sens est allée l'évolution. D'ailleurs, le problème est rendu compliqué par la présence de deux taxons à n = 15 très proches de *M. mutabilis* : *M. trichocalycina* et *burnatii* que le *M.E.B.* ne permet pas de distinguer clairement de *M. mutabilis*. Enfin, dans la ser. *Xeralsine*, *M. glomerata* (n = 14) se distingue par son nombre chromosomique des *M. fasciculata* et *M. funkii* (n = 15). *M. glomerata* a des graines plus grandes que les deux autres espèces [1] ; de plus, la région dorsale y est plus large et porte 7-8 rangées de cellules à tubercules, ce qui le rapproche un peu de *M. setacea*. On ne peut tirer aucune conclusion phylogénétique de ces observations. Il semble donc que dans les problèmes particuliers que nous avons évoqués ci-dessus, on ait dépassé la limite de sensibilité de la méthode, et cela d'autant plus que les caractères micromorphologiques de la testa sont très semblables dans les ser. *Setaceæ* et *Xeralsine*, dont McNeill (1963) se demande s'il n'y aurait pas lieu de les réunir. Nous avons examiné ce problème dans un travail récent (Çelebioğlu & Favarger, 1982). Il semble donc bien que l'évolution caryologique du moins à l'échelle de l'espèce se soit passée indépendamment de celle qui peut entraîner des modifications dans l'ornementation de la testa.

BIBLIOGRAPHIE

Brisson, J. D. & Peterson, R. L., 1976. — A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat. Scanning Electron Microscopy VII Part VII. *Proceed Workshop Pl. Sci. Applic. of SEM.*, Chicago : 477-495.

Çelebioğlu, T. & Favarger, C., 1982. — Contribution à la cytotaxonomie du genre Minuartia L. (Caryophyllacées) en Turquie et dans quelques régions voisines. *Rev. Biol.-Écol. médit.* 9 : 139-160.

Crow, G. E., 1979. — The systematic significance of seed morphology in Sagina (Caryophyllaceæ) under scanning electron microscopy. *Brittonia* 31 : 52-63.

1. Dimensions (en mm) des graines chez *M. glomerata* subsp. *glomerata* : 0,7-0,9 × 0,5-0,56 et 0.96-1,18 × 0,68-0,8 ; *M. fasciculata* : 0,6-0,7 × 0,48-0,5 ; *M. funkii* (Maroc) : 0,57-0,7 × 0,48-0,57.

Echlin, P., 1967. — The use of the scanning reflection electron microscope in the study of plant and microbial material. *Journ. Royal. Microscop. Society* 88 (3) : 407-418.

Favarger, C., 1962*a*. — Contribution à l'étude cytologique des genres Minuartia et Arenaria. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, ser. 3, 85 : 53-81.

Favarger, C., 1962*b*. — L'évolution parallèle du caryotype. *Rev. Cyt. et Biol. végét.* 25 : 277-286.

Favarger, C., 1967. — Nombres chromosomiques de quelques taxa principalement balkaniques du genre Minuartia (L.) Hiern. *Bot. Jahrb.* 86 : 280-292.

Favarger, C., 1973. — Recherches cytologiques sur quelques phanérogames de la Flore valaisanne. *Bull. Murith. Soc. Valais. Sci. Nat.* 90 : 3-18.

Geslot, A., 1980. — Le tégument séminal de quelques Campanulacées : Étude au microscope électronique à balayage. *Adansonia*, ser. 2, 19 (3) : 307-318.

Godeau, M. M., 1973*a*. — Étude au microscope électronique à balayage des téguments séminaux des Arenaria armoricains du groupe serpyllifolia L. *C. R. Acad. Sci. Paris* 276 D : 537-540.

Godeau, M. M., 1973*b*. — Stellaria media (L.) Vill., S. neglecta Weihe, S. pallida (Dum.) Piré : observation des téguments séminaux au microscope électronique à balayage. *C. R. Acad. Sci. Paris* 277 D : 2381-2384.

Heywood, V. M., 1971. — The characteristics of the Scanning Electron Microscope and their importance in biological studies. Scanning Electron microscopy. Systematic and Evolutionary Applications. *The systematics Association Special Vol. 4* : 1-160, Academic Press, Londres.

Lecompte-Barbet, O., 1981. — Étude de l'ornementation du tégument externe des graines d'Ononis L. au microscope électronique à balayage. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., section B, *Adansonia* 3 (1) : 19-36.

Mattfeld, J., 1922. — Geographisch-genetische Untersuchungen über die Gattung Minuartia (L.) Hiern. *Repert. Spec. Nov. regni veget. Beith.* 15 : 1-228.

McNeill, J., 1962. — Taxonomic studies in the Alsinoideæ : I. Generic and infrageneric groups. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 24 (2) : 79-155.

McNeill, J., 1963. — Taxonomic studies in the Alsinoideæ : II. A revision of the species in the Orient. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 24 (3) : 241-426.

Morton, J. K., 1972. — On the occurrence of Stellaria pallida in North America. *Bull. Torrey Bot. Club* 99 (2) : 95-103.

Murley, M. R., 1951. — Seeds of the Cruciferæ of Northeastern North America. *The American. Midl. Natur.* 46 (1) : 1-79.

Skvortsov, A. K. & Rusanovitch, I. I., 1974. — Scanning Electron Microscopy of the Seed-coat surface in Epilobium species. *Bot. Notiser* 127 : 392-401.

Stant, M. Y., 1973. — The role of the scanning electron microscope in plant anatomy. *Kew Bull.* (28 1) : 105-115.

Stearn, W. T., 1973. — *Botanical Latin.* 2e édit., David and Charles Newton Abbot : 1-566.

Stork, A. L., 1972. — Studies in the Aegean flora. XX. Biosystematics of the Malcolmia maritima complex. *Opera Bot.* 33 : 1-177.

Stork, A. L., Snogerup, S. & Wüest, J., 1980. — Seed characters in Brassica section Brassica and some related groups. *Candollea* 35 : 421-450.

Stork, A. L. & Wüest, J., 1978. — SEM studies of seed-coats in Malcolmia (Cruciferæ). *Arch. Sc. Genève* 31 (3) : 229-237.

Stork, A. L. & Wüest, J., 1980. — Morettia DC. (Cruciferæ) : A morphological and taxonomical study. *Bol. Soc. Brot.*, 2e sér., 53 : 241-273.

Revue bibliographique — *Reviews*

P. S. Ashton. *Dipterocarpaceæ. Flora Malesiana*, Series I, Spermatophyta, vol. 9, part 2. Martinus Niphoff Publishers, The Hague, The Netherlands 315 p., 118 fig. (1982).

Avec ce volume sur les *Dipterocarpaceæ*, par le Dr. Ashton, la *Flora Malesiana* poursuit son admirable développement. L'auteur est un éminent spécialiste de la famille et aussi de l'écologie des forêts du Sud-Est asiatique. La somme qu'il donne aujourd'hui impose le respect et devrait être un modèle : je forme des vœux pour que tous ceux qui décrient la taxonomie aient connaissance de cet ouvrage, de ce grand ouvrage qui frappe par la maîtrise avec laquelle il a été élaboré, qu'il s'agisse de la forme ou du fond. Les normes sont celles de la *Flora Malesiana* : après une partie générale qui compte une cinquantaine de pages (description de la famille, distribution, écologie, biologie, morphologie, embryologie, anatomie, cytotaxonomie, chimie, historique de la taxonomie, palaeobotanique, etc...) vient l'exposé taxonomique. La famille qui compte trois sous-familles, 16 genres et quelque 500 espèces, est représentée dans l'aire que couvre la *Flora Malesiana* par 10 genres et 386 espèces, le tout relevant de la sous-famille des *Dipterocarpoideæ*. C'est dire que ce volume est presque une monographie de la famille ; il est abondamment illustré par des dessins et par des photos, et il comporte une énorme bibliographie. En résumé, ouvrage fondamental en taxonomie, qui, étant donné par ailleurs l'importance de la famille sur les plans théorique et économique, devrait prendre place dans tous les Instituts de botanique et de foresterie. Il marque une date en Botanique tropicale.

Jean-F. Leroy.

C. Geerling. *Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano-guinéens.* H. Veenman & B. V. Zonen Eds., Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen, The Netherlands, 340 p., 92 pl. (1982).

Remarquable guide de terrain pour la détermination des espèces ligneuses, dépassant 1,50 m de hauteur, des savanes et steppes ouest-africaines, du Sénégal au Tchad. Un glossaire introductif et une clef des espèces examinées, basée uniquement sur des caractères végétatifs, précèdent des descriptions spécifiques condensées et précises portant, elles aussi, essentiellement sur l'appareil végétatif, accessoirement sur fleurs et fruits ; sont aussi indiquées pour chaque espèce l'écologie et la distribution géographique ; des spécimens d'herbier de référence sont cités. Des dessins au trait, fort représentatifs, illustrent toutes les espèces étudiées en ce qui concerne leurs rameaux, leurs feuilles ou folioles, leur nervation et d'autres détails caractéristiques. L'ordre alphabétique est adopté pour familles, genres, espèces ; les noms scientifiques et synonymes sont mis à jour, ce qui constitue çà et là une heureuse modernisation des ouvrages antérieurs classiques tels que ceux d'Aubréville (Flore forestière soudano-guinéenne, 1950), de Keay & Hepper (Flora of West Tropical Africa, ed. 2, 1954-1972) et autres ; ne figure cependant d'une manière générale, en matière de bibliographie, que la référence détaillée de la diagnose spécifique originale, éventuellement amendée ou complétée par divers ouvrages.

R. Letouzey.

R. M. & A. F. Tryon. *Ferns and allied plants. With special references to Tropical America.* Habitat photography principally by Walter H. Hodge. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 857 p., 2028 fig. (1982).

Les auteurs nous donnent un magistral ouvrage sur la classification des Ptéridophytes d'après leurs recherches personnelles et les travaux publiés durant ces dernières décennies. Le sous-titre

indique qu'une place importante est réservée aux Ptéridophytes de l'Amérique tropicale. C'est le premier ouvrage moderne traitant des Ptéridophytes de cette partie du monde.

Dans une courte introduction les auteurs présentent la classification des Ptéridophytes qu'ils ont adoptée jusqu'au sous-genre, sans discuter les classifications jusqu'à présent proposées. Renonçant aux critères traditionnels de l'origine et de la parenté présumée, ils ont choisi de privilégier les caractères de ressemblance. Il n'est pas nécessaire de faire l'étude comparative des classifications connues pour reconnaître que le système adopté par R. M. & A. F. Tryon est plutôt conservateur.

La description des familles est accompagnée de renseignements s'y rapportant, avec en particulier, les problèmes que pose chacune d'elles, de la présentation des principaux caractères des différents groupes quand la famille est divisée, d'une très utile clé des genres et de références bibliographiques.

La description de chaque genre est donnée avec la synonymie, l'écologie et la biogéographie (avec cartes de répartition pour l'Amérique seulement). D'autres rubriques, largement prises en considération, concernent la systématique, les spores et les nombres chromosomiques. Ces deux dernières rubriques occupent une large place et font l'originalité de l'ouvrage. Celle concernant les spores offre une somme importante d'informations sur l'ornementation et l'ultrastructure des spores. Dans la rubrique intitulée « Systematics » les auteurs donnent l'essentiel des caractères des divisions du genre et/ou une clé des espèces. Une bibliographie sélective clot chaque étude générique.

La présentation très attrayante de cet ouvrage est due à la clarté de la typographie et à la qualité des nombreuses illustrations : photographies, dessins et photosilhouettes. Les photographies de plantes dans leur milieu et celles des spores faites au microscope électronique à balayage sont très bonnes.

La richesse des informations présentées fait de cet ouvrage une source précise de renseignements sur les Ptéridophytes et un manuel utile à tout botaniste, spécialiste ou non, qui y trouvera matière à enrichissement et à réflexion. On ne pourra plus parler de Ptéridophytes sans faire référence à l'ouvrage de R. M. & A. F. Tryon.

F. Badré.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur des collections conservées dans ses Laboratoires, mais depuis 1970, surtout, la revue est ouverte aux divers aspects des différentes disciplines.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nº 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nº 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nº 1 à 70 ; Botanique, nº 1 à 35 ; Écologie générale, nº 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nº 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, fusionnant en 1981 avec Adansonia ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (BOTANIQUE)

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées.

T. 26. Diptérocarpacées. Taxonomie. Phylogénie. Écologie (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977) 1979, 162 p., fig., pl.

T. 27. Palynologie et Climats (Entretiens du Muséum, Paris, 16-18 octobre 1979), 1980, 304 p., pl., fig.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 336.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

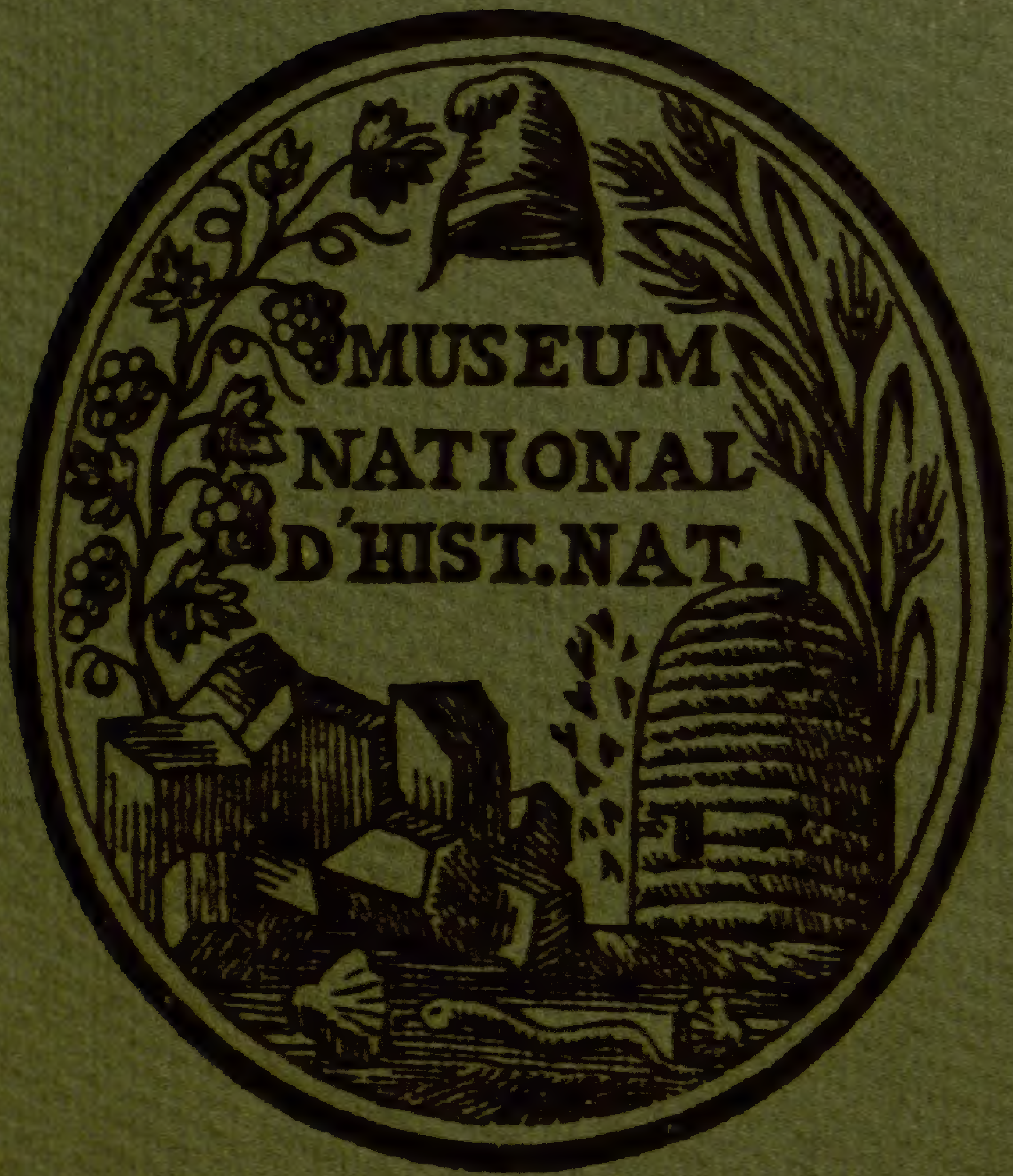
— Flore de Madagascar et des Comores, 89 vol. parus.
— Flore du Gabon, 25 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 20 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 12 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 25 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 331.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP. Paris 6.193.02.K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP. Paris 4.481.43.T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP. Paris 14.522.31.T)

Abonnements 1983 : France : 160 F ; Étranger : 190 F.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.